STOFFWANDERUNG IN EINFACHEN SYSTEMEN

von

M. P. BOTH.

Seite

EINLEITUNG.

Der Stofftransport in der Pflanze ist ein kompliziertes Problem, das für das Verständnis von allen Lebensvorgängen in der Pflanze von Bedeutung ist. Im Verhältnis zu der Wichtigkeit des Problems ist noch ziemlich wenig darüber gearbeitet worden, obschon einige Fragen auf zufriedenstellende Weise gelöst sind.

Bei dem Transport kann man unterscheiden zwischen dem Transport von allerlei Stoffen von einer Zelle nach der anderen in einem Gewebe oder in einem Organ — man könnte dieses den Transport auf kürzerer Strecke nennen — und dem Transport auf längerer Strecke zwischen verschiedenen Organen oder zwischen weit voneinander entfernten Teilen eines Organs.

Bei diesem Transport auf längerer Strecke kann man wieder Unterschied machen zwischen dem Transport von Wasser und dem Transport von allerlei Stoffen, die häufig als plastische Stoffe bezeichnet werden.

Nur über den letztgenannten Transport wird hier gehandelt werden. Der Wassertransport, der durch die Kohäsionstheorie

auf zufriedenstellende Weise erklärt wird, wird hier gar nicht behandelt werden. Der Transport auf kürzerer Strecke, der eng mit dem Transport plastischer Stoffe auf längerer Strecke zusammenhängt, wird nur in soweit behandelt werden, als er mit ihm in Zusammenhang steht.

Man ist sich wohl darüber einig, dass der Transport plastischer Stoffe auf grösserer Strecke durch das Phloëm stattfindet. Auch über die Weise, worauf dieser Transport erfolgt, sind besonders in den letzten Jahren wertvolle Ergebnisse erzielt worden. Diese sind jedoch noch nicht vollständig genug um ein Bild von dem Mechanismus zu geben, das alle Tatsachen erklärt.

Es schien mir daher nützlich, zu versuchen, auf dem Wege quantitativer Experimente Näheres über den Mechanismus zu erfahren. Um möglichst viel Komplikationen vorzubeugen, die nicht unmittelbar mit dem Transport zusammenhängen, musste mit einem möglichst einfachen System gearbeitet werden. Der ursprüngliche Plan war, mit einem System zu arbeiten, das aus zwei Blättern, die durch eine Bastzone verbunden waren, bestand.

Weiter wurde versucht, einen Stoff transportieren zu lassen, der quantitativ zu bestimmen war.

In einer vorläufigen Mitteilung (3) ist hierüber schon etwas publiziert. Nach einer kurzen Literaturübersicht über den Transport von plastischen Stoffen auf längeren Strecken werden diese Versuche ausführlicher besprochen werden. Dann werden einige Fragen, die sich hieraus ergeben haben, behandelt und danach Versuche mitgeteilt werden, bei denen Fluoreszeïn als Transportstoff verwendet wurde, um zu untersuchen, ob der Transport dieses in den Siebröhren sichtbaren Stoffes denselben Gesetzen gehorcht, wie der zuerst behandelte. Schliesslich will ich noch einige Versuche über eine etwaige Polarität besprechen, die mittels eines einfachen Systems mit der grössten Aussicht auf deutlichen Erfolg ausgeführt werden konnten.

ABSCHNITT I.

Literatur.

Da während der letzten Jahre mehrere Literaturübersichten über den Stofftransport (14, 23, 40) erschienen sind, in denen auch ältere Autoren besprochen worden sind, kann es nicht meine Aufgabe sein, hiervon eine Wiederholung zu geben. Ich werde mich also darauf beschränken, eine kurze Uebersicht zu geben, wobei ich in erster Linie dasjenige, was über die Transportbahnen bekannt ist, ins Auge fassen und danach die Ergebnisse besprechen will, die uns Aufschluss über den Mechanismus geben könnten.

Auf Grund der von vielen Forschern angestellten Ringelungsversuche wurde bis ungefähr 1920 allgemein angenommen, dass der Transport der Assimilate in der Rinde erfolgte. Diese Auffassung wurde durch BIRCH-HIRSCHFELD (2) und durch DIXON (17) angegriffen.

Da diese Kritik von MÜNCH (43) und CURTIS (14) ausführlich besprochen worden ist, will ich darauf nicht näher eingehen, um so weniger, als später von WEEVERS (55), CURTIS (9, 11, 12), MASON und seinen Mitarbeitern (28, 33, 35) sowie von SCHUMACHER (50, 51, 52) deutlich der Beweis geliefert worden ist, dass der Transport der organischen Verbindungen hauptsächlich durch das Phloëm vermittelt wird.

CURTIS ringelte einen treibenden Ast auf zwei Stellen, und nach Ablauf des Versuches untersuchte er mit der J-Probe den Stärkegehalt an verschiedenen Stellen. Oberhalb der obersten Ringelung war die Stärke ganz verschwunden, zwischen beiden Ringelungsschnitten war die Stärke noch in allen Geweben vorhanden, unterhalb der untersten Ringelung waren nur noch Spuren im Mark. Durch die beiden Ringelungsschnitte ist das Verschwinden der Stärke aus dem Teil zwischen diesen Schnitten völlig verhindert. In der Kontrolle waren in allen Teilen nur noch Spuren Stärke in dem Mark. In einigen Fällen hat CURTIS auch Zuckeranalysen gemacht. Die Ergebnisse dieser Analysen zeigten eine direkte Korrelation mit denen der Stärke, es ist also wohl richtig, das Verhalten der Stärke als Mass für

das Verhalten aller Kohlehydrate zu nehmen. Dass der Effekt der Ringelung nicht auf eine Beschädigung des Holzes zurückzuführen ist, wird dadurch bewiesen, dass, wenn das Holz total weggeschnitten wird während nur eine Rindenverbindung bestehen bleibt, der Transport nicht gehemmt wird.

Aus anderen Ringelungsversuchen schliesst CURTIS, dass auch der Transport von Stickstoff von der Wurzel nach den oberirdischen Teilen der Pflanze durch das Phloëm vermittelt wird. Blätter, die über einer Ringelung standen, nahmen weniger N auf als Blätter von normalen Ästen. Auch in dem Fall, dass ein entblättertes Stengelstück sich unter einem Stück mit einer Anzahl Blättern befand, nahmen Rinde und Holz weniger N auf, wenn unter dem entblätterten Teil geringelt worden war, als wenn dieser Teil mittels Rinde mit den Wurzeln verbunden geblieben war. In diesem Fall war die Transpiratien in beiden Versuchen gleich gross, die geringere Aufnahme kann also nicht als Folge einer geringeren Transpiration gedeutet werden.

WEEVERS (55) wiederholte die Ringelungsversuche HANSTEIN'S mit Pflanzen mit kollateralen und bikollateralen Leitbündeln. Erstere zeigten die bekannten Erscheinungen nach der Ringelung, letztere zeigten diese Erscheinungen nicht.

Es ist daher deutlich, dass diese Erscheinungen nicht durch eine Schädigung des Holzes, sondern durch das Fehlen des Phloëms verursacht werden. Ringelungsversuche mit treibenden Ästen mit gelbbunten Blättern beweisen, dass im Frühling bald nach dem Treiben ein apikal gerichteter Saftstrom durch den Weichbast geht.

Für die Baumwolle haben MASON and MASKELL (33) auch mittels Ringelungsversuchen dargetan, dass der Transport von Kohlehydraten durch die Rinde vermittelt wird. Sie analysierten die verschiedenen Fraktionen in allen Teilen einer Pflanze. Oberhalb einer Ringelung fanden sie eine deutliche Zunahme des Kohlehydrategehaltes in allen Teilen, unterhalb einer Ringelung eine Abnahme. Hieraus wird der Schluss gezogen, dass der Transport durch die Rinde vermittelt wird. Dass nicht von einem Stoppen des Transports durch das Holz infolge Unterbrechung der Verbindung zwischen Holz und Rinde die Rede sein kann, geht aus Versuchen hervor, in denen die Rinde vom Holze in einer gewissen Länge abgetrennt worden war und ein Stückchen Papier zwischen Holz und Rinde gesteckt wurde. Der Transport fand dann mit beinahe normaler Geschwindigkeit statt.

Rindenstreifen, die nur oben noch mit der Pflanze zusammenhingen, also im übrigen ganz abgelöst waren, auch vom Holz,

transportierten auch, wie aus der Zunahme des Gehaltes der Kohlehydrate hervorging. Das Holz, woran die Rindenstreifen ursprünglich befestigt waren, zeigte keine Zunahme an Kohlehydraten.

Auf analoge Weise beweisen MASKELL and MASON (28), dass der Transport von organischen N-Verbindungen ebenso wie der der Kohlehydrate durch das Phloëm vermittelt wird. Der Transport von anorganischem Stickstoff von der Wurzel nach den überirdischen Organen der Pflanze wird durch eine Ringelung nicht gehemmt und würde also durch das Holz stattfinden.

Das steht also in Wiederspruch zu den Ergebnissen von CURTIS (11), der einen Transport von den Wurzeln nach oben durch die Rinde festgestellt hat. Bei seiner Besprechung der Versuche von MASKELL and MASON will CURTIS (14) ihre Ergebnisse dahin erklären, dass die Wurzeln hungerten, weil sie durch eine Ringelung von dem Rest der Pflanze getrennt waren. Durch dieses Hungern liessen sie N-Verbindungen in die Gefässe lecken und mit dem Transpirationsstrom würden diese weiter transportiert. Bei Besprechung von der Publikation von LOOMIS (27, vgl. S. 7) wird darauf hingewiesen werden, dass die abweichenden Ergebnisse auch auf etwas andere Weise erklärt werden können.

MASON and MASKELL zeigten, wieder mit Ringelungsversuchen, dass das, was für Stickstoffverbindungen gilt, auch mehr oder weniger für Kalium und Phosphor zutrifft.

Für eine krautartige Pflanze, Pelargonium zonale, hat SCHUMACHER (50) gezeigt, dass der Transport durch das Phloëm erfolgt. Er studierte die Ableitung von organischen Stickstoffverbindungen aus Blättern, die verdunkelt waren. Er schnitt die randständigen Leitbündel und das Parenchym weg, so dass nur das zentrale Leitbündel übrigblieb. Der Transport war dann ungehemmt. Entfernung von allen Leitbündeln eines Stengels, sodass nur noch zwei Parenchymbalken übrig blieben, bewirkte, dass der Transport nicht weiter kommen konnte als bis zu der operierten Stelle. Der Transport fand also durch das Leitbündel statt. Entfernen des Gefässteiles des Leitbündels hatte keinen Einfluss auf den Transport, wenn das Phloëm entfernt wurde, stoppte der Transport. In dem Leitbündel wird der Transport also durch das Phloëm vermittelt.

Durch Benutzung einer von ihm entdeckten Reaktion der Siebgefässe auf Eosin, wodurch sie verstopft wurden, gelang es SCHUMACHER sogar, sehr wahrscheinlich zu machen, dass der Transport durch die Siebgefässe vermittelt wird.

Auch ist es SCHUMACHER (51) gelungen, einen Transport durch

die Siebgefässe sichtbar zu machen, nämlich mit Fluoreszeïn. Später werde ich noch auf diese Untersuchung zurückkommen.

Durch alle diese Untersuchungen ist nun wohl bewiesen, dass der Transport von organischen Verbindungen auf längerer Strecke durch das Phloëm vermittelt wird. Das trifft sowohl für den Transport von den Blättern nach den anderen Organen, als auch für den von den Speichern von Reservestoffen nach wachsenden Teilen, zu. Bezüglich des Transportes der durch die Wurzeln aufgenommenen Nährstoffe sind die verschiedenen Autoren sich noch nicht einig.

Die auf Seite 6 bereits genannte Untersuchung von LOOMIS (27) kann hierfür vielleicht eine Lösung bringen. Er hat selbst bei sehr jungen Bäumen gefunden, dass in den Gipfeln nur organischer Stickstoff gefunden wird, und dass der Transport von Stickstoff nach oben durch eine Ringelung verhindert wird. Es stellte sich weiter heraus, dass der totale Aschengehalt nicht durch eine Ringelung beeinflusst wurde. Diese Tatsachen nimmt er nun an als Hinweis dafür, dass durch den organischen oder anorganischen Charakter bestimmt wird, ob der Stoff durch das Holz, bzw. durch das Phloëm transportiert wird. LOOMIS setzt nun voraus, dass bei den Versuchspflanzen von CURTIS bedeutende Mengen organischer Stickstoffverbindungen anwesend waren, und dass diese durch das Phloëm transportiert wurden, während in der einjährigen Baumwollpflanze, die von MASON und seinen Mitarbeitern benutzt wurde, kein organischer Stickstoff in der Wurzel gebildet wurde, und der Stickstoff in anorganischer Form, also durch das Holz transportiert wurde. Dass in der Baumwolle kein organischer Stickstoff in den Wurzeln gebildet wird, sei durch einen Mangel an Kohlehydraten verursacht worden, oder durch besondere physiologische Faktoren. Dass die organischen und anorganischen Verbindungen auf verschiedenen Bahnen transportiert werden, beruhe auf einem Unterschied in der Permeabilität der Zellwände für die beiden Arten der Verbindungen. Unter Einfluss verschiedener Umstände könne die Permeabilität aber bedeutenden Abänderungen unterliegen, sodass immerhin organisches N in das Holz kommen könnte. So erklärt er ein Leck, das er immer bei seinen Versuchen findet. Später werde ich hierauf noch zurückkommen (Siehe S. 11 ff.).

Bei der Besprechung der Ergebnisse, die wichtig für das Verständnis vom Mechanismus des Transportes durch die Siebgefässe sind, werde ich nacheinander die folgenden Punkte kurz behandeln.

1. Anatomische Ergebnisse.
2. Ergebnisse über die Geschwindigkeit des Transportes.
3. Osmotische Erscheinungen, und zwar:
   a. Unterschiede der osmotischen Werte.
   b. Austreten des Siebröhrensaftes.
   c. Wasserausscheidung aus dem Kambium.
4. Ergebnisse über einen gleichzeitigen Transport in verschiedenen Richtungen.
5. Einfluss von Narkose, Sauerstoffmangel und Temperatur auf den Transport.
6. Einfluss von Konzentrationsunterschieden.
7. Polarität und Transport.

Nachdem diese Punkte behandelt worden sind, werde ich noch kurz untersuchen, in wieweit sie mit den bestehenden Hypothesen über den Transport durch die Siebröhren im Einklang sind.

1. *Anatomische Daten.* SCHMIDT (49) beschreibt die Anatomie der Siebröhre sehr ausführlich. Später sind noch wertvolle Daten mitgeteilt worden von CRAFTS (5, 6, 7). In Bezug auf den Mechanismus ist die Feststellung der beiden Forscher besonders wichtig, dass die Siebporen von einem massiven Strang Protoplasma durchsetzt werden.

Weiter hat CRAFTS gezeigt, dass die Zellwände der lebenden Phloëmelemente bedeutend mächtiger sind als nach Fixierung. Das starke Einschrumpfen nach dem Trocknen deutet auf einen hohen Wassergehalt (ungefähr 50%).

2. *Ergebnisse über die Geschwindigkeit des Transportes.* Hierüber sind schon sehr viele Berechnungen gemacht worden. HUBER (22) hat diese in einer Tabelle zusammengestellt. Er unterscheidet zwischen der Stromstärke, das ist der Menge eines Stoffes, die in einer bestimmten Zeit durch die Transportbahnen gegangen ist, und der Strömungsgeschwindigkeit, das ist der Geschwindigkeit, mit der der Stoff die Transportbahnen passiert hat. Nur die erste ist wirklich bestimmt worden. Die Geschwindigkeit muss immer hieraus berechnet werden durch Annahme einer bestimmten Konzentration, worin der Stoff transportiert worden ist. Auch der Teil des Querschnitts, über die der Transport erfolgt, ist niemals sicher bekannt, denn wir wissen noch nicht, durch welche Teile der Siebröhren der Transport stattfindet. Alle diese Berechnungen haben also nur einen vorläufigen, orientierenden Wert.

Nur SCHUMACHER (51, 52) hat bei dem Transport des Fluoreszeïns wirklich eine Geschwindigkeit bestimmen können. Auf-

fällig ist, dass diese Geschwindigkeit, maximal ungefähr 36 cm/h, ziemlich gut mit den berechneten Werten übereinstimmte.

3. *Osmotische Erscheinungen.* a. *Unterschiede der osmotischen Werte.* Am eingehendsten werden diese Erscheinungen besprochen von MÜNCH (43). Er zitiert viele Beispiele aus der Literatur, bei denen gefunden worden war, dass der osmotische Wert von einem Gewebe, von dem man erwarten kann, dass daraus Stoffe abgeleitet werden, grösser ist als derjenige in einem Gewebe, zu dem sie geleitet werden.

Weiter teilt er einige Beobachtungen mit, die beweisen, dass der osmotische Wert von Siebröhrensaft höher ist als der von Kambiumzellen oder von jungen, mit Reservestärke noch wenig gefüllten Markstrahlparenchymzellen des jüngsten Bastes und des Holzes im jüngsten Jahresring.

DIXON and GIBBON (18) und PFEIFFER (46) haben den osmotischen Wert von aus den Siebröhren fliessendem Saft untersucht. Sie fanden ein deutliches Gefälle von oben nach unten. DIXON and GIBBON fanden bei Fraxinus excelsior ein Gefälle von 2,2—8,9 atm. per Meter. Die Werte, die PFEIFFER fand, waren viel niedriger, nämlich bei Quercus rubra 0,29 atm./meter, bei Acer platanoides 0,64 atm./meter. PFEIFFER fand auch wieder, dass Blätter höheren osmotischen Wert hatten als der Stamm, während der osmotische Wert unreifer Früchte bedeutend niedriger war als der des Rindensaftes.

CRAFTS (5) fand bei Pirus dieselben Verhältnisse zwischen den osmotischen Werten von Blatt, Rinde und Wurzeln.

Zu den obengenannten Ergebnissen in Gegensatz stehen die Wahrnehmungen von CURTIS und SCOFIELD (15), die bei Solanum tuberosum, Cucurbita maxima, Phaseolus vulgaris, Bryophyllum, Sedum und Allium cepa in den ableitenden Geweben einen niedrigeren osmotischen Wert fanden als in den empfangenden. Auch die Beobachtung von MASON and MASKELL (36), dass der osmotische Wert von Blattparenchym niedriger ist als der der Siebröhren, ist mit den obengenannten Beobachtungen von MÜNCH und denen von PFEIFFER in Gegensatz. Dagegen haben diese Forscher wohl ein Gefälle des osmotischen Wertes in der Rinde, in der Richtung des Transportes, gefunden.

Die bis jetzt bekanntgewordenen Tatsachen deuten darauf, dass in den Transportbahnen selber ein osmotisches Gefälle in der Richtung des Transportes ist. Betreffs des osmotischen Wertes der ableitenden und empfangenden Gewebe sind die verschiedenen Beobachtungen noch miteinander in Widerspruch.

b. *Austreten des Siebröhrensaftes.* Auch hiervon gibt MÜNCH

(43) eine Zusammenstellung, die er mit vielen eigenen Beobachtungen ergänzt. So hat er sehr viele Arten von Bäumen auf das Austreten von Rindensaft untersucht. Hier stellte sich u.a. heraus, dass die verschiedenen Arten sich sehr verschieden verhalten. Viele Arten haben ein starkes Austreten von Siebröhrensaft, mehrere andere Arten sehr wenig oder gar nicht. Bei krautartigen Pflanzen erzielte er nur Erfolg bei Humulus lupulus und bei Cucurbita pepo.

Die durch das Anschneiden verursachte Druckverminderung pflanzt sich sowohl nach oben als nach unten fort. Nach oben findet die Fortpflanzung aber über eine viel geringere Strecke statt als nach unten, z.B. bei Quercus rubra nach unten 5—6 m, nach oben höchstens 1 m.

Auch wurde die Geschwindigkeit, mit der sich die Druckverminderung fortpflanzt, gemessen. Sie wechselte ziemlich stark, bei Quercus rubra von 1 bis 20 cm/sec., bei Carpinus betulus von 3 bis ungefähr 20 cm/sec. Der Druck in den Siebröhren ist auch gegen Aussendruck sehr empfindlich, durch das Anlegen einer Leiter wird die Fortpflanzung der Druckverminderung stark gehemmt.

Ueber den osmotischen Wert des Siebröhrensaftes verschafft Münch einige Daten. Für Robinia pseudacacia fand er als höchsten Wert 37,5 atm., für Quercus rubra 23,7 atm.

Der ausfliessende Saft enthält einen hohen Prozentsatz Trokkensubstanz, bei Robinia im Durchschnitt 25%. Bei Cucurbita und Humulus war der viel niedriger, 6,3 bzw. 7,1 %. Nach Münch ist es vor allem Crafts gewesen, der unsere Kenntnis des Siebröhrensaftes bedeutend vermehrt hat. Er studierte den ausgeflossenen Saft von Cucurbita. Das Trockengewicht stimmt mit den Beobachtungen von Münch überein. Wichtig ist, dass er festgestellt hat, dass der später ausfliessende Saft eine geringere Konzentration hat als der unmittelbar nach dem Anschneiden ausgeflossene. Hierdurch wird bewiesen, dass das Austreten von Siebröhrensaft ein osmotischer Vorgang ist, sodass Frey-Wyssling (20) mit Recht Blütung und das Ausfliessen von Siebröhrensaft auf eine Stufe stellt.

In seiner letzten Veröffentlichung berichtet Crafts (8) über die Ergebnisse von Versuchen, bei denen das Ausfliessen von Siebröhrensaft während 24 Stunden beobachtet wurde. Diese sind ein weiterer Beweis dafür, dass das Ausfliessen von Siebröhrensaft ein osmotischer Prozess ist. Ohne die ausführlichen Auseinandersetzungen Frey-Wyssling's zu nennen, kommt Crafts zu einer ähnlichen Erklärung des Vorganges.

In einem anderen Versuch schnitt er eine Pflanze in der Mitte eines Internodiums durch. Wurde die Pflanze hierdurch in zwei verschieden grosse Stücke geteilt, so floss aus dem grösseren Teil mehr Saft als aus dem kleineren. Waren die Stücke gleich gross, so waren auch die ausfliessenden Mengen Siebröhrensaft einander gleich. Die ausfliessende Menge war also proportional mit der vorhandenen Menge Material. Der aus dem apikalen Teil fliessende Saft hatte eine etwas höhere Konzentration als der aus dem unteren Teil fliessende. Hieraus schliesst CRAFTS, dass in der intakten Pflanze ein osmotisches Druckgefälle von oben nach unten sei.

Aus den auf Seite 9 schon genannten Ergebnissen PFEIFFER's geht hervor, dass der osmotische Wert des ausfliessenden Saftes im Stamm von oben nach unten abnimmt. Die Bestimmungen von DIXON and GIBBON sind auch mit Siebröhrensaft gemacht, der aber nicht durch Anschneiden, sondern durch Punktionen gewonnen wurde. Vielleicht ist hierdurch zu erklären, dass die Werte der letztgenannten Autoren soviel höher sind als die von PFEIFFER.

c. *Wasserausscheidung aus dem Kambium.* MÜNCH hat als erster das Austreten von Wasser aus Rindenstreifen mit Kambium, die von dem Holze abgelöst und also nur noch oben mit dem Baum verbunden waren, gefunden.

WEEVERS und WESTENBERG (56) konnten diesen Versuch nicht bestätigen. MOLOTKOWSKY (41) hat aber bei verschiedenen Bäumen wohl eine Wasserausscheidung aus derartigen Rindenstreifen gefunden. Während der ersten Tage gibt es Zucker in der aufgefangenen Flüssigkeit, danach wird nur reines Wasser ausgeschieden, bis gegen Ende des Versuches das Wasser infolge von Pilzentwicklung auf dem Kambium getrübt wird.

4. *Ergebnisse über einen gleichzeitigen Transport in verschiedenen Richtungen.* CURTIS (9, 10, 11, zusammenfassende Besprechung in 14) hat dargetan, dass durch die Rinde sowohl ein Transport von Assimilaten nach unten als ein Transport von Stickstoffverbindungen nach oben stattfindet.

Auch LOOMIS (27) hat versucht gleichzeitigen Transport in verschiedenen Richtungen zu beweisen. Er machte Ringelungsversuche mit verschiedenen Bäumen von sehr verschiedenem Alter. Durch zwei Ringelungen teilte er seine Versuchspflanzen in drei Teile ein: Spitze, der Teil über beiden Ringelungen; Mittelstück, der Teil zwischen den Ringelungen, und Basis, der Teil unter den zwei Ringelungen.

Zuerst werden wir die Ergebnisse in Bezug auf die Kohle-

hydrate betrachten. Wenn diese durch die Rinde von oben, also von den assimilierenden Blättern, nach unten, nach den Speichergeweben des Stammes und der Wurzel transportiert werden, können wir die nachstehend genannten Folgen der Ringelungen erwarten. Die Ableitung der Kohlehydrate von der Spitze ist verhindert, hier wäre also eine Zunahme der Kohlehydrate zu erwarten; in dem Mittelstück müsste der Kohlehydratgehalt gleichbleiben, denn dieses ist ganz isoliert, kann also nichts von oben bekommen und nichts nach unten ableiten. In der Basis wäre eine Abnahme zu erwarten, denn sie kann keine Kohlehydrate von oben empfangen, aber wohl nach den Wurzeln ableiten. Die Ergebnisse von LOOMIS stimmen hiermit grösstenteils gut überein. Allein, er findet in dem Mittelstück eine Abnahme, die aber viel geringer ist als in der nicht geringelten Kontrolle. Wenn man annimmt, dass diese Kohlehydrate zur Atmung gebraucht sind, ist diese ziemlich geringe Abnahme leicht zu erklären. Es kommt mir vor, dass die Schlussfolgerung von LOOMIS, dass in der normalen Pflanze ein Transport von oben nach unten erfolgt, durch diese Versuchsergebnisse wohl gerechtfertigt ist.

Anders ist es mit seinen Ergebnissen betreffs der Stickstoffverbindungen. Er nimmt an, dass ein Transport von N von den Wurzeln nach oben stattfände. Man könnte dann in der Basis eine Zunahme des N-Gehaltes erwarten, in dem Mittelstück würde wieder keine Änderung erfolgen. In der Spitze müsse man eine Abnahme erwarten, denn sie wird N-haltende Verbindungen nach den wachsenden Knospen und Blättern ableiten, während kein N zugeleitet wird. In der Basis findet er nun in der Tat eine Zunahme während der ersten Versuchsperiode, in der zweiten Versuchsperiode findet aber eine Abnahme des N-gehaltes statt. Das Mittelstück verhält sich genau wie die Basis. In der Spitze wurde in der Tat eine Abnahme gefunden. Diese Abnahme ist während der ersten Versuchsperiode kleiner in den geringelten Pflanzen als in der nicht geringelten Kontrolle. Der Unterschied ist aber gering, vielleicht nicht ausserhalb der Fehlergrenzen. Würde der Unterschied wirklich reell sein, so würde das auf einen Transport N-haltiger Substanzen aus der Spitze nach unten deuten, der in der normalen Pflanze stattfindet, durch eine Ringelung aber gestoppt wird.

Die Abnahme in der Basis und im Mittelstück will LOOMIS dadurch erklären, dass im Laufe des Versuches N-Verbindungen aus der Rinde in das Holz hineingeleckt seien, und so mit dem Transpirationsstrome nach oben geführt würden. Die Zunahme

des N-Gehaltes im Mittelstück während der ersten Versuchsperiode bleibt m.E, unerklärt. Im Allgemeinen ist die Übereinstimmung mit dem Erwarteten nicht gross, sodass mir nicht bewiesen scheint, dass in der normalen Pflanze ein Transport von N nach oben durch die Rinde vermittelt wird. Transport verschiedener Stoffe in verschiedenen Richtungen ist durch diese Versuche nicht bewiesen.

MASON, MASKELL and PHILLIS (37) und PHILLIS and MASON (48) haben auch getrachtet, einen gleichzeitigen Transport verschiedener Stoffe in verschiedenen Richtungen zu beweisen. In der erstgenannten Veröffentlichung werden zuerst einige Versuche mit negativem Erfolg besprochen. Bei dem letzten Versuch fand ein Transport von Kohlehydraten von beleuchteten Blättern nach sich darunter befindenden verdunkelten Blättern statt. Die Wurzeln waren in N-freier Umgebung. Die jungen wachsenden Teile konnten also den benötigten Stickstoff nur aus den unteren älteren Teilen, wo Reserve-N gespeichert war, beziehen. Während dieses Versuches hat also ein Transport von Kohlehydraten nach unten und von N-Verbindungen nach oben stattgefunden. Ringelungen machten wahrscheinlich, dass dieser Transport durch die Rinde vermittelt wird. Die Verfasser erörtern aber noch eine Möglichkeit, die den Stickstoff betreffenden Ergebnisse auf andere Weise zu erklären. Es würde nämlich möglich sein, dass in der normalen Pflanze aller Stickstoff durch das Holz transportiert wird. Der mobilisierte Reservestickstoff würde dann erst durch die Rinde nach unten transportiert worden sein, nach den Wurzeln, und da in die Holzgefässe kommen, um danach mit dem Transpirationsstrom nach oben transportiert zu werden. Auch muss dann noch vorausgesetzt werden, dass die Abgabe von N in die Holzgefässe nur in der Wurzel geschehen kann, und nur dann, wenn diese durch die Rinde mit dem Rest der Pflanze in Verbindung steht.

In der zweiten obengenannten Veröffentlichung sagen die Verfasser, dass sie auch den letzten Einwand entkräftet haben. Die Ergebnisse dieses Versuchs sind aber nicht ganz überzeugend. Die Verfasser machten zwei parallele Versuche, die Zahlen dieser Versuche stimmen aber nicht immer überein.

Das Gewicht der Kohlehydrate wird berechnet, indem von dem Trockengewicht 5,7 mal das Gewicht des Stickstoffs abgezogen wird. Das Trockengewicht der geringelten (Geringelt) und der normalen Gruppe (Normal) ist kaum verschieden, in einem der beiden Versuche ist in der Basis ein reeller Unterschied zwischen Geringelt und Normal. Die daraus berechneten

Werte für die Kohlehydrate liegen auch nicht immer ausserhalb der Fehlergrenzen, z.B. der von den Kohlehydraten in der Basis von Gewächshaus B. Es kommt mir vor, dass auch durch diese Versuche ein Transport von verschiedenen Stoffen in verschiedenen Richtungen noch nicht bewiesen ist.

Aber auch dann, wenn die obengenannten Verfasser wirklich bewiesen hätten, dass in ihren Versuchen ein Transport verschiedener Stoffe in verschiedenen Richtungen stattgefunden hat, braucht dieser Transport noch nicht gleichzeitig erfolgt zu sein. Es würde zum Beispiel möglich sein, dass der Transport der Kohlehydrate während der Nacht stattfände, und der des Stickstoffs während des Tages. Gleichzeitiger Transport von verschiedenen Stoffen in verschiedenen Richtungen ist also noch nicht bewiesen. Aber auch wenn ein gleichzeitiger Transport bewiesen wäre, würde es noch nicht sicher sein, dass der Transport der verschiedenen Substanzen wirklich durch dieselben Bahnen vermittelt wird. Der abwärts gerichtete Transport könnte durch andere Komplexe von Siebröhren stattfinden als der aufwärts gerichtete.

Es ist also keinesfalls bewiesen, dass in derselben Siebröhre gleichzeitig ein Transport in entgegengesetzten Richtungen stattfindet.

5. *Einfluss von Narkose, Sauerstoffmangel und Temperatur auf den Transport.* CURTIS (14, S. 220 ff.) hat schon zusammengestellt, was über den Einfluss der Narkose auf den Transport bekannt ist. Es stellt sich dabei heraus, dass die meisten Forscher eine Hemmung der Ableitung der Kohlehydrate aus einem Blatt, dessen Stiel narkotisiert worden war, gefunden haben. Merkwürdig steht hierzu im Gegensatz, dass SCHUMACHER (51) bei dem Transport von Fluoreszeïn keinen Einfluss der Narkose gefunden hat, es sei denn, dass sie so stark war, dass das Gewebe getötet wurde. Der Transport wurde dann ganz gestoppt.

CURTIS (13) und MASON and PHILLIS (40) haben Versuche angestellt über den Einfluss einer örtlichen Erschwerung der Sauerstoffversorgung. Der erstgenannte umgab den Stiel eines Bohnenblattes mit Wachs, aber er fand keinen Einfluss auf die Ableitung der Kohlehydrate aus dem Blatte. In anderen Versuchen umgab er den Stiel mit Röhrchen, die mit Stickstoff unter Druck gefüllt waren. Der Kohlehydrategehalt der Blätter war dann gestiegen. Dies wurde durch ein Stoppen der Ableitung aus den Blättern verursacht.

MASON and PHILLIS (40) haben den Einfluss einer örtlichen

Erschwerung der Sauerstoffversorgung ausführlicher untersucht bei der Baumwollpflanze. In Blättern, deren Stiele mit Wachs umgeben waren, fanden sie während der ersten Tage des Versuchs eine Zunahme des Kohlehydrategehalts, die grösser war als die Zunahme in normalen Blättern. Nach diesen ersten Tagen nimmt der Kohlehydrategehalt ab, und zwar weniger als in den Spreiten unbehandelter Blätter. Im ganzen deutet dieses dahin, dass die Ableitung durch eine derartige Behandlung gehemmt wird. Wie stark diese Hemmung ist und ob sie eine direkte oder eine indirekte Folge der erschwerten Sauerstoffversorgung ist, ist mit diesen Versuchen nicht zu entscheiden. Darum wurde in einem anderen Versuch ein Teil des Stammes mit Wachs umgeben. Oberhalb dieses Teiles war ein beblättertes Stück, das also Kohlehydrate nach den unter dem behandelten Teil liegenden Wurzeln ableiten konnte. Die Ergebnisse deuten dahin, dass der Transport durch die Behandlung wohl gehemmt, aber nicht gestoppt wird.

In einem zweiten derartigen Versuch war ein Stammstück mit Gummi umwickelt. Ueber dem umwickelten Teil war ein beblättertes Stück, unterhalb ein kahles Stammstück. Eine Hemmung des Transportes wurde hier nicht gefunden. Die Verfasser nehmen an, dass die Rinde genügend Sauerstoff zur Unterhaltung des Transportes aus dem Transpirationsstrom aufnehmen konnte.

Um dieser Aufnahme vorzubeugen, wurde der Versuch auf ähnliche Weise wiederholt. Die Rinde wurde diesmal in einer gewissen Länge von dem Holze abgelöst und dann mit Firnis von der Luft abgeschlossen. Der Firnis wurde entweder nur an der Aussenseite, nur an der Innenseite oder auch auf beiden Seiten angebracht. Nur im letzten Fall war der Transport gehemmt worden, und zwar um ungefähr 50%, was vielleicht dadurch zu erklären war, dass der Firnis den Sauerstoff nicht ganz abgeschlossen hatte. Wenn die von dem Holze abgelöste Rinde in Röhrchen gebracht wurde, die mit Oel gefüllt waren, war der Transport während der ersten Tage völlig gestoppt. Später wurde der Transport zum Teil wiederhergestellt, da das Oel Sauerstoff aus der Luft aufnahm.

Ein Fruchtast wurde entblättert und danach über längere oder kürzere Strecke mit Plastizin umgeben. Der Transport zu der Frucht war dann gehemmt, und zwar um so stärker, je länger die Strecke war, die man mit Plastizin umgeben hatte.

Aus dem letzten Umstand schliessen die Verfasser, dass in

allen Fällen der Transportmechanismus gleich stark gehemmt ist (Siehe S. 20). Dass nur eine Hemmung und kein völliges Aufhören des Transportes verursacht worden war, könnte man einem Lecken von Sauerstoff durch das Plastizin zuschreiben, da ja durch die Entblätterung die Transpiration ausgeschaltet war, und somit auch eine Aufnahme von Sauerstoff aus dem Transpirationsstrom.

Durch diese Untersuchungen steht ein Einfluss der Sauerstoffversorgung auf den Transport wohl fest.

Der Einfluss der Temperatur auf den Transport ist von CURTIS auch besprochen, in direktem Zusammenhang mit der Besprechung über den Einfluss der Narkose.

In einer kürzlich erschienenen Veröffentlichung teilt CURTIS (16) wiederum Versuche über den Einfluss der Temperatur mit. Es stellte sich heraus, dass durch die Temperaturerniedrigung der Transport gehemmt wird. Besonders Temperaturen unter 4,5° C. haben eine stark hemmende Wirkung, doch findet nach 17-20 Stunden noch eine Ableitung aus Blättern mit gekühlten Stielen statt. Die Ergebnisse anderer Forscher (SCHUMACHER, KRUSEMAN) sind hiermit vollkommen in Einklang. Dass CURTIS bei seinen früheren Versuchen bei Temperaturen unter 6° C. ein Stoppen des Transportes feststellte, findet wahrscheinlich seine Erklärung in der kürzeren Versuchsdauer.

6. *Einfluss von Konzentrationsunterschieden.* Unter 3.a sind die Unterschiede in osmotischer Konzentration schon besprochen. Konzentrationsunterschiede von allerlei Stoffen zwischen ableitenden und empfangenden Geweben und auf verschiedenem Abstand in den leitenden Geweben sind gründlich untersucht worden von MASON und seinen Mitarbeitern. Auch dies ist von CURTIS ausführlich besprochen worden. Bei Saccharose fanden sie in der Rinde ein Gefälle in der Richtung des Transports (33, 34, 36). Für den grössten Teil der N-Fraktionen wurde ein Gefälle in der dem Transport entgegengesetzten Richtung gefunden (29, 30, 31). Die Konzentrationen wurden bestimmt in Pressaft von vorher gefrorenen Geweben. In dieser Weise bekommt man immer einen Mittelwert aller Elemente, die untereinander wohl sehr verschieden sein können. Die Teilung der Rinde in mehrere Zonen, die verschiedene Mengen „actives Phloëm" enthalten, macht es möglich, durch Berechnung ein Bild der Konzentrationen im Phloëm zu bekommen.

7. *Polarität und Transport.* Für den Wuchsstofftransport ist die Polarität bewiesen. Dies veranlasste WENT (57) sogar eine botanische Polaritätstheorie aufzustellen. Der Transport plasti-

scher Stoffe auf grösserer Strecke ist aber nach WENT unabhängich von dieser Polarität.

SCHUMACHER (51, 53) spricht bei seinen Versuchen über den Transport von Fluoreszeïn von einer Polarität. Dieser Transport erfolgt in dem Blatte fast ausschliesslich nach unten, im Stamm wandert der Farbstoff meistens nach beiden Richtungen, sehr oft aber auch nur abwärts oder nur aufwärts. Bei alledem denkt SCHUMACHER an einen wirklichen Polaritätswechsel.

In den Haaren von Cucurbita findet SCHUMACHER (53) eine ähnliche Polarität bezüglich des Fluoreszeïntransports. Dieser erfolgt meistens nur von der Basis nach der Spitze. In einigen Fällen ist auch ein Transport in entgegengesetzter Richtung möglich. Weiter ist dieser Transport hauptsächlich eine Diffusion.

Nach dieser Besprechung der wichtigsten Ergebnisse über den Transport will ich noch ganz kurz die wichtigsten Hypothesen nennen, die den Mechanismus zu erklären versuchen, und untersuchen, ob die obengenannten Ergebnisse durch diese Hypothesen erklärt werden können. CURTIS (14) hat dies auch schon gemacht und ich kann mich hier also kurz fassen, nur die allerneuesten Ergebnisse müssen vielleicht etwas ausführlicher besprochen werden.

Zuerst will ich die Druckstromtheorie MÜNCHS nennen. Diese setzt voraus, dass in den Siebröhren eine Lösung durch die Vakuolen und zwischen diesen Gefässen durch die Siebporen strömt. Dieser Strom würde verursacht durch Turgorunterschiede. Die osmotischen Erscheinungen die einen derartigen Strom verursachen könnten, sind eingehend von FREY-WYSSLING (20) besprochen worden.

Mehr oder weniger in Einklang mit dieser Hypothese sind erstens die osmotischen Erscheinungen. Die Unterschiede im osmotischen Druck zeigen meistens ein Gefälle in der Richtung des Transportes. Die auf S. 9 genannten Beobachtungen von CURTIS and SCOFIELD (15) sind hiermit in Gegensatz, denn in den empfangenden Geweben ist der osmotische Wert höher als in den ableitenden. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass in den Transportbahnen wohl ein Gefälle in der Richtung des Transportes war. Durch die Beobachtungen von DIXON and GIBBON (18) und von PFEIFFER (46) ist wohl festgestellt worden, dass in den Transportbahnen ein osmotisches Gefälle ist. Mit der MÜNCHschen Hypothese ist dies wohl zu erklären, ein Beweis dafür ist es aber nicht.

Durch das Ausfliessen von Rindensaft wird wohl bewiesen,

dass in den Siebröhren ein Strom, durch osmotische Kräfte verursacht, erfolgen kann. Es ist aber nicht bewiesen, dass auch in der normalen Pflanze ein derartiger Strom zu finden ist. So verweist FREY-WYSSLING (20) auf die Hevea, bei der in den Milchröhren keine Strömung erfolgt, nach dem Anschneiden aber wohl ein sehr bedeutendes Ausfliessen.

In seiner neuesten Veröffentlichung sagt CRAFTS (8), dass seine oben schon besprochenen Versuche (siehe S. 10) darauf hinweisen, dass das Ausfliessen des Siebröhrensaftes eine direkte Manifestation eines durch die ganze Pflanze stattfindenden Prozesses sei. Ich kann jedoch nicht einsehen, dass die Ergebnisse dieser Untersuchung nicht durch die von FREY-WYSSLING angegebenen Grundsätze erklärt werden können.

Weiter kommt es mir sonderbar vor, dass dann bei den durchgeschnittenen Stengeln, auch wenn die Stengelstücke gleich gross waren, nicht mehr Saft ausfliesst aus dem Stück mit dem höheren Druck, aus dem bei der intakten Pflanze, gemäss der Voraussetzung von CRAFTS, schon ein Strom führt, als aus dem Stück mit dem geringeren Druck. In dem Erstgenannten konnte der bestehende Strom durch die Steigerung des Druckgefälles bedeutend beschleunigt werden. Bei dem anderen strömt der ausfliessende Saft in zu der ursprünglichen Strömungsrichtung entgegengesetzter Richtung. Man könnte also, auch wenn die vorhandenen Mengen Material einander gleich sind, aus diesem Grunde einen Unterschied an ausfliessender Masse erwarten. Mit den bisher zur Verfügung stehenden Ergebnissen ist es nicht möglich, in diese Verhältnisse eine genauere Einsicht zu bekommen. Dass das Ausfliessen die direkte Folgeerscheinung eines normalen Stromes sei, ist m.E. noch nicht bewiesen, vielleicht durch den letztgenannten Versuch sogar weniger wahrscheinlich gemacht.

Die Wasserausscheidung aus dem Kambium steht mit dem Druckstrom wohl in gutem Einklang, ein Beweis für die Hypothese ist aber auch sie nicht, denn es ist nicht bewiesen, dass das ausfliessende Wasser wirklich das Lösungswasser der durch die Rinde nach dem Kambium transportierten Stoffe ist. Die durch MASON und seine Mitarbeiter gefundenen Konzentrationsunterschiede sind keinesfalls in Gegensatz zu der Druckstromhypothese.

Ein sehr wichtiger Einwand gegen diese Hypothese ist, dass die Siebporen keine offenen Verbindungen zwischen den Vakuolen der Siebröhren darstellen.

Durch das Ausfliessen von Siebröhrensaft ist aber bewiesen,

dass ein bedeutender Strom unter Einfluss von osmotischen Erscheinungen durch das Phloëm stattfinden kann. Die Versuche von CRAFTS (8) haben sogar dargetan, dass dieser Strom lange anhalten und bedeutende Mengen Material transportieren kann.

Gleichzeitiger Transport in verschiedenen Richtungen ist noch nicht bewiesen. Wenn man annimmt, dass dieser Transport in verschiedenen Siebröhren stattfände, würde für jede dieser Siebröhren ein eigener Druckstrom vielleicht noch möglich sein. Nur wenn gezeigt werden könnte, dass in demselben Augenblick in derselben Siebröhre ein Transportstrom nach unten und ein anderer nach oben erfolgte, würde ein Druckstrom ganz undenkbar sein.

Der Einfluss von Narkose, Temperatur und Atmung auf den Transport beweisen, dass der Transport eine Lebenserscheinung ist. Ein rein mechanischer Prozess ist er also nicht. Auch wenn mechanische Druckunterschiede eine bedeutende Rolle spielen würden, sind auch andere Einflüsse wichtig.

MASON und seine Mitarbeiter haben den Mechanismus des Transports eine beschleunigte Diffusion genannt (28-38, 40). Dieses stützen sie vor allem auf die beobachteten Konzentrationsgradiente. Auch diese Hypothese behandelt CURTIS (14) ausführlich. HUBER (23) erhebt einen wichtigen Einwand gegen diese Hypothese. Die Geschwindigkeit der Moleküle wäre dann so gross, dass eine undenkbar hohe Temperatur in der Pflanze entstehen würde. Abgesehen von bisher noch unbekannten physischen Möglichkeiten muss also auf eine Diffusion im wahren Sinn des Wortes verzichtet werden.

Die Hypothese enthält dann noch: 1°, dass der Transport in der Richtung eines Konzentrationsgefälles erfolgt, und 2°, dass ein bestimmter Mechanismus den Widerstand verringert.

Den ersten Satz behaupten die Verfasser bewiesen zu haben. Einiger Zweifel ist wohl noch gerechtfertigt, denn sie haben immer Konzentrationen in Pressaft bestimmt. MASON and PHILLIS (39) kritisieren auch selbst die Methode. Es stellt sich heraus, dass für die meisten Stoffe die Ergebnisse wohl zuverlässig sind.

Ein anderer Einwand ist, dass man niemals bestimmen kann, ob eine bestimmte Gruppe von Verbindungen immer nur in Form einer bestimmten Substanz transportiert werden kann. So nehmen MASON und seine Mitarbeiter an, dass die Kohlehydrate in der Form von Saccharose transportiert werden. Sie fanden, dass die Konzentration dieses Zuckers am deutlichsten

reagiert auf eine Aenderung des Transports der Kohlehydrate. Um diese Schlussfolgerung zu machen, muss man zuerst die Richtigkeit der Hypothese voraussetzen. Man kann mit derselben Beobachtung nicht auch noch die Richtigkeit der Hypothese beweisen.

Wie gross die Schwierigkeiten sind, zu finden in welcher Form der Transport erfolgt, haben MASON c.s. bei ihren Untersuchungen über den Transport der N-haltigen Substanzen erfahren.

In der letzten Veröffentlichung von MASON and PHILLIS bemühen sich die Verfasser, etwas von dem den Widerstand verringernden Mechanismus kennenzulernen. Sie untersuchten den Einfluss einer Erschwerung der Sauerstoffversorgung. Auf S. 16 ist diese Veröffentlichung schon ausführlich besprochen worden. Auf Grund der Abnahme des Transports im Verhältniss zu der Länge des mit Plastizin umgebenen Stückes folgern die Verfasser, dass der beschleunigende Mechanismus unabhängig von der Menge des transportierten Materials arbeitet. Weiter finden sie in diesem Umstand Hinweise darauf dass die Energie des Stoffwechsels nicht von dem Transportstoff verbraucht wird, sondern vielmehr dazu dient, einen Zustand im Protoplasma zu unterhalten, der es möglich macht, dass Stoffe sich mit einer der Diffusion in Gase gleichzusetzenden Geschwindigkeit bewegen. Dieser Zustand würde erhalten bleiben unabhängig davon, ob ein Transport erfolgt oder nicht. Obschon es zweifelsohne feststeht, dass Lebenserscheinungen in den Transportbahnen für den Transport nötig sind, kommt es mir vor, dass die Einzelheiten der Schlussfolgerungen MASONS und PHILLIS' noch weiterer Begründung bedürfen. Die osmotischen Erscheinungen könnten durch die Hypothese von MASON als, teilweise pathologische, Nebenerscheinungen der Konzentrationsgefälle erklärt werden. Auch die Beobachtung SCHUMACHERS, dass der Transport des Fluoreszeïns in einem deutlichen Diffusionsgefälle erfolgt, könnte eine Stütze für diese Hypothese sein.

Obschon diese Hypothese noch nicht bewiesen ist, ist es wohl deutlich, dass viele Tatsachen in die Richtung einer derartigen Erklärung deuten.

Nun möchte ich noch etwas sagen über die Protoplasmaströmungstheorie. Diese setzt also voraus, dass die Protoplasmaströmung den raschen Transport durch die Siebröhren ermöglicht. Auch diese Hypothese ist von CURTIS (14) ausführlich besprochen worden. Nach der Veröffentlichung seines Buches sind aber noch einige Ergebnisse bekannt geworden, die mit dieser

Hypothese nicht in Einklang zu bringen sind. SCHUMACHER (53) stellte fest, dass in den Haaren von Cucurbita der Transport von Fluoreszeïn unabhängig von der Protoplasmaströmung erfolgte, beide Vorgänge konnten sogar in demselben Protoplasmafaden in entgegengesetzter Richtung verlaufen. MASON and PHILLIS (40) fanden, dass während der Transport durch die Erschwerung der Sauerstoffversorgung bedeutend gehemmt wurde, die Protoplasmaströmung unverändert geblieben war. Da auch die Geschwindigkeiten der Protoplasmaströmung und des Transportes stark verschieden sind, nämlich ungefähr 2 bis 3 cm/h bzw. 10 bis 35 cm/h (Fluoreszeïntransport), ist es nicht wahrscheinlich, dass die Protoplasmaströmung bei dem Transport eine wichtige Rolle spielt.

Dass BOTTELIER (4) für den Wuchsstofftransport wohl eine Parallelität mit der Protoplasmaströmung gefunden hat, beweist nur, dass dieser Transport eine andere Erscheinung ist als der Transport plastischer Stoffe durch die Siebröhren.

Schliesslich will ich noch einige Worte sagen über die Polarität, von der SCHUMACHER wiederholt spricht. Es ist mir noch nicht ganz klar, was er damit genau meint. Viele Versuchsergebnisse deuten darauf hin, dass in verschiedener Hinsicht eine Polarität besteht, z.B. eine osmotische Polarität oder eine Polarität betreffs der Konzentration verschiedener Stoffe.

Eine Polarität als Eigenschaft der Siebröhren ist aber noch nicht bewiesen. In Abschnitt VII wird auf diese Frage näher eingegangen werden.

Zusammenfassend kann man über den Mechanismus sagen, dass wohl bewiesen ist, dass Lebenserscheinungen eine Rolle spielen, und dass auch Konzentrationsunterschiede an sich, oder als Ursachen von Unterschieden in osmotischen Werten, wichtig sein können.

Nach Abschluss des Manuskripts erschienen noch zwei Arbeiten über den Stofftransport (19a und 48a). FISCHER (19a) untersuchte die Stickstoffauswanderung aus den verdunkelten Blättern. Gegen die MÜNCHsche Druckstromhypothese spricht, dass auch welke Blätter Stickstoff ableiten. Er glaubt auch dargetan zu haben, dass in verdunkelten Blättern Kohlehydrate einwandern, während gleichzeitig eine N-Auswanderung stattfände. Es erscheint dem Autor noch nicht vollständig bewiesen zu sein, dass beide Wanderungen auf denselben Bahnen erfolgen.

Die Arbeit von PHILLIS and MASON (48a) beweist, dass nach dem Blühen die Wanderung verschiedener Aschebestandteile in entgegengesetzter Richtung erfolgt als vor der Blüte. Zur Er-

klärung setzen die Autoren einen Polaritätswechsel der Transitionszellen voraus. Leider machen sich die obenstehend (S. 19) schon besprochenen, ihrer Methode anhaftenden Mängel auch in ihrer letzten Publikation geltend.

ABSCHNITT II.

Transport von Blatt zu Blatt.

§ 1. *Einleitung.* Wie auf S. 3 schon bemerkt wurde, war es die Absicht dieser Untersuchung, mit einem System von zwei Blättern, die durch ein Baststück mit einander verbunden waren, Versuche über den Transport eines Stoffes, der quantitativ bestimmt werden konnte, anzustellen.

In das eine Blatt sollte der Transportstoff von aussen in die Pflanze hereingebracht werden (ableitendes Blatt), und aus diesem sollte er durch die Rinde zu dem anderen Blatt (empfangenden Blatt) transportiert werden.

Dass man ein Blatt Stoffe von aussen aufnehmen lassen kann, ist genügend bekannt. Ich brauche nur nach der Aufnahme von Zucker durch Blätter, die auf eine Zuckerlösung gelegt werden, und nach den Untersuchungen von MOTHES (42), der allerlei N-haltige Stoffe durch Blätter aufnehmen liess, zu verweisen.

Es ist auch erwiesen, dass ein Blatt Stoffe ableiten kann. Deutlich ist das für die Assimilate. Auch N-haltige Verbindungen werden aus dem Blatt abgeleitet, wie u.a. deutlich aus den Untersuchungen SCHUMACHERS (50) und denen OUDMANS (44, 45) hervorgeht. Es ist auch bewiesen, dass die Ableitung aller dieser Stoffe durch das Phloëm vermittelt wird.

Das Blatt kann auch allerlei Stoffe durch den Bast aus anderen Teilen der Pflanze empfangen. Bei jungen noch wachsenden Blättern ist das sehr deutlich. Ob wirklich ein Transport von einem Blatte nach dem anderen stattfindet, ist noch nicht ganz sichergestellt worden. PHILLIS and MASON (47) haben gefunden, dass die Kohlehydrate die Blattnerven wohl erreichten, aber aus diesen nicht leicht in das Blattparenchym kommen konnten. Die Transitionszellen schienen mehr oder weniger die Wirkung einer Schleuse zu haben. Durch die Arbeit von MASON, MASKELL and PHILLIS (34) wird jedoch sehr wahrscheinlich gemacht, dass ein Transport von einem Blatte zu dem anderen stattfinden kann. Es ist andererseits noch möglich, dass der Zucker, aus dem die Stärke in den verdunkelten Blättern entstanden war, aus Speichergeweben hergeleitet worden war, aber einleuchten-

der ist doch, dass er unmittelbar aus den beleuchteten und daher assimilierenden Blättern kam.

Bei Pflanzen mit ganz chlorophylfreien Blättern, die von WEEVERS (54) untersucht wurden, mussten diese Blätter die organischen Stoffe, wenigstens die Kohlehydrate, aus anderen Teilen der Pflanze bekommen. Auch hier liegt am meisten auf der Hand, dass die Stoffe auf direkten Bahnen aus den assimilierenden grünen Blättern zugeleitet wurden.

Alles in allem ist es nicht unwahrscheinlich, dass ein Transport von einem Blatte zu dem anderen stattfinden kann.

§ 2. *Versuche mit dem System Blatt-Bast-Blatt.* Für Versuche mit einem System Blatt-Bast-Blatt erschien mir Hydrangea paniculata eine geeignete Pflanze. Diese Pflanze hat eine dekussierte Blattstellung. Durch zwei übereinander stehende Blätter mit dem dazwischen liegenden Bast zu isolieren, nachdem das dazwischen stehende Blatt entfernt worden war, hatte ich ein System erhalten, das allen Anforderungen entsprach. Die Schwierigkeit war aber, die Rinde am Leben zu erhalten. Es wurde versucht, mit feuchter Watte dem Austrocknen der Rinde vorzubeugen. Die Rinde war jedoch nach ungefähr 24 Stunden gelblichbraun gefärbt. Auch Abschliessen mit Parafinum liquidum hatte keinen Erfolg. Darum wurde vorläufig die Rinde an dem Holz gelassen.

Als Transportstoff wurde u.a. gelbes Blutlaugensalz verwendet. Dies ist sowohl quantitativ als auch qualitativ zu bestimmen. Qualitativ wurde es angezeigt als Berliner Blau, durch Behandlung der zuuntersuchenden Teile mit $FeCl_3$ in alkoholischer Lösung.

Die quantitativen Bestimmungen wurden mit der Methode von FELD gemacht. Das Blatt wurde in einem Mörser verrieben und danach die Analyse gemacht, sowie in dem Handbuch von BERL-LUNGE (1, S. 151 und 222) beschrieben wird. Das Gewicht des gelben Blutlaugensalzes in dem Blatt wurde auf die Blattoberfläche bezogen. Diese wurde bestimmt durch einen Abdruck des Blattes auf Blaudruckpapier zu machen und deren Oberfläche mittels eines Planimeters zu messen.

Das gelbe Blutlaugensalz wurde in einer 1% igen Lösung in das Blatt infiltriert, nach der Methode von MOTHES (42). (Siehe auch S. 34). Wenn die beiden Blätter bei ganz gleichen Aussenbedingungen in einem Zimmer mit konstanter Temperatur (28° C.) und konstanter Feuchtigkeit (80-85%) waren, fand ein Transport des gelben Blutlaugensalzes gar nicht statt. Die Versuche dauerten 72 Stunden, und wurden jeden Tag acht Stunden

lang beleuchtet (siehe unten).

Wurde aber das ableitende Blatt in eine Glaskammer gebracht, wie sie im folgenden Absatz ausführlich besprochen werden wird (siehe S. 30), und diese Kammer mit Luft, die mit Wasserdampf gesättigt war, durchströmt, so wurde wohl gelbes Blutlaugensalz von dem ableitenden zum empfangenden Blatte zugeleitet. Die nähere Untersuchung erwies aber, dass dieser Transport durch das Holz vermittelt wurde. Durch eine Ringelung wurde der Transport nicht gehemmt; auch war das Salz im Holze qualitativ anzuzeigen.

Da diese Versuche völlig negativen Erfolg hatten, musste ich mich in erster Linie nach anderen Transportstoffen umsehen und um auch im Winter arbeiten zu können, auch nach einem anderen Object.

§ 3. *Versuche mit Impatiens Marianae.*

a. Methode. In Impatiens Marianae [1]) wurde eine geeignete Versuchspflanze gefunden. Für die Versuche wurden junge, kräftig wachsende Stecklinge gebraucht. Alle Stecklinge stammten von einer Pflanze, bildeten also einen Klon. Im Winter sowohl wie im Sommer hatte ich gutes Material, nur musste im Sommer darauf geachtet werden, dass die Pflanzen im Schatten standen, sonst bekamen sie zu kleine Blätter. Die Pflanzen wurden in einem warmen Gewächshaus gezüchtet und mindestens 24 Stunden, bevor sie für einen Versuch verwendet wurden, in das Zimmer mit konstanter Temperatur, wo die Versuche angestellt wurden, gebracht. Die Temperatur in diesem Zimmer wurde auf 20-21° C. gehalten, im Sommer auf 28° C. Die Feuchtigkeit des Zimmers wurde mittels einer Regulationsvorrichtung auf 80-85% gehalten. Die Pflanzen bekamen jeden Tag 8 Stunden künstliches Licht (100 Watt Lampe auf 35 cm Entfernung).

Das System bestand aus einem Stengel mit zwei, vier oder sechs Blättern. Die anderen Blätter, die Seitenäste und die Spitze waren abgetragen, sodass nur noch junge aber doch schon ganz ausgewachsene Blätter zur Verwendung kamen.

Als Transportstoff wurde in den meisten Fällen Kaffein verwendet, auch Kok (24, 25) hatte diesen Stoff bei ihren Untersuchungen über Transport gebraucht, ebenso Oudman (44, 45), der bei Drosera eine bedeutende Aufnahme durch die Blätter, von einer Ableitung gefolgt, gefunden hat. In einigen Versuchen wurde Asparagin gebraucht.

---

[1]) Die Determination der Pflanze war, wegen Mangels an Früchten und Samen, nicht völlig sicher zu machen. Jedoch ist es sehr wahrscheinlich, dass der Name Impatiens Marianae, Reichb. f. ex Hook f., richtig ist.

Da der Transportstoff N-haltig war, war es möglich, den Transport zu untersuchen, durch Bestimmung der Veränderungen des Gehalts an organischem Stickstoff. Der Stickstoff wurde bestimmt mittels der micro Kjeldahlmethode mit der Apparatur von PARNAS-WAGNER. OUDMAN (45) hat die Methode ausführlich beschrieben.

Da Aenderungen des N-Gehaltes untersucht werden mussten, war es notwendig, zuerst eine Grösse zu finden, die genügend konstant war, um die Beobachtungen darauf beziehen zu können. Dafür kamen in Betracht: 1°, das Frischgewicht, das war jedoch nicht brauchbar, da die Versuche auch bei erheblichen Aenderungen des Wassergehaltes mussten stattfinden können; 2°, das Trockengewicht, aber auch dies kam mir nicht sehr geeignet vor, weil es sich selber verändert, wenn Stoffe nach dem Blatt zugeleitet werden. Die dritte Möglichkeit war, die Oberfläche als Bezugsgrösse zu nehmen. Da aber auch der Turgor des Blattes sich während des Versuches ändern konnte, mussten schon am Anfang des Versuchs die Teile abgesetzt werden, von denen später der N-Gehalt bestimmt werden sollte. Um zu untersuchen, ob auf diese Weise wirklich gute Werte erhalten wurden, habe ich zuerst Blankoversuche angestellt.

Zuerst fanden die Versuche wie im folgenden beschrieben statt. Drei Stecklinge wurden aus den Töpfen, in denen sie gezüchtet worden waren, genommen und in Bechergläschen mit Wasser gestellt. Die Spitze, Blätter und Seitenäste wurden, wie schon oben gesagt, beseitigt, sodass nur noch sechs Blätter übrig blieben. Drei dieser sechs Blätter dienten als ableitende Blätter, die anderen als empfangende. Die ableitenden Blätter mussten den Transportstoff von aussen aufnehmen und durch den Stengel den empfangenden Blättern zuleiten.

Es mussten also die Aenderungen des N-Gehaltes von neun Blättern bestimmt werden. Diese Blätter befanden sich an drei Pflanzen. Um individuelle Unterschiede auszuschalten, war es nötig, dass die Proben von allen Blättern ein gleich grosses Stück enthielten. Es ist auch möglich, dass verschieden hoch stehende Blätter einen verschiedenen N-Gehalt haben. Bei der Untersuchung von OUDMAN (45) hat sich das auch herausgestellt. Jede Probe musste also auch einen gleich grossen Teil von Blättern, die auf verschiedenen Höhen standen, enthalten. Es erschien mir weiter, dass durch Vergleich des Gehaltes von Blatthälften die Aussicht auf einen richtigen Erfolg noch gesteigert werden konnte.

Wenn wir die Pflanzen mit den Ziffern 1, 2, und 3 bezeichnen

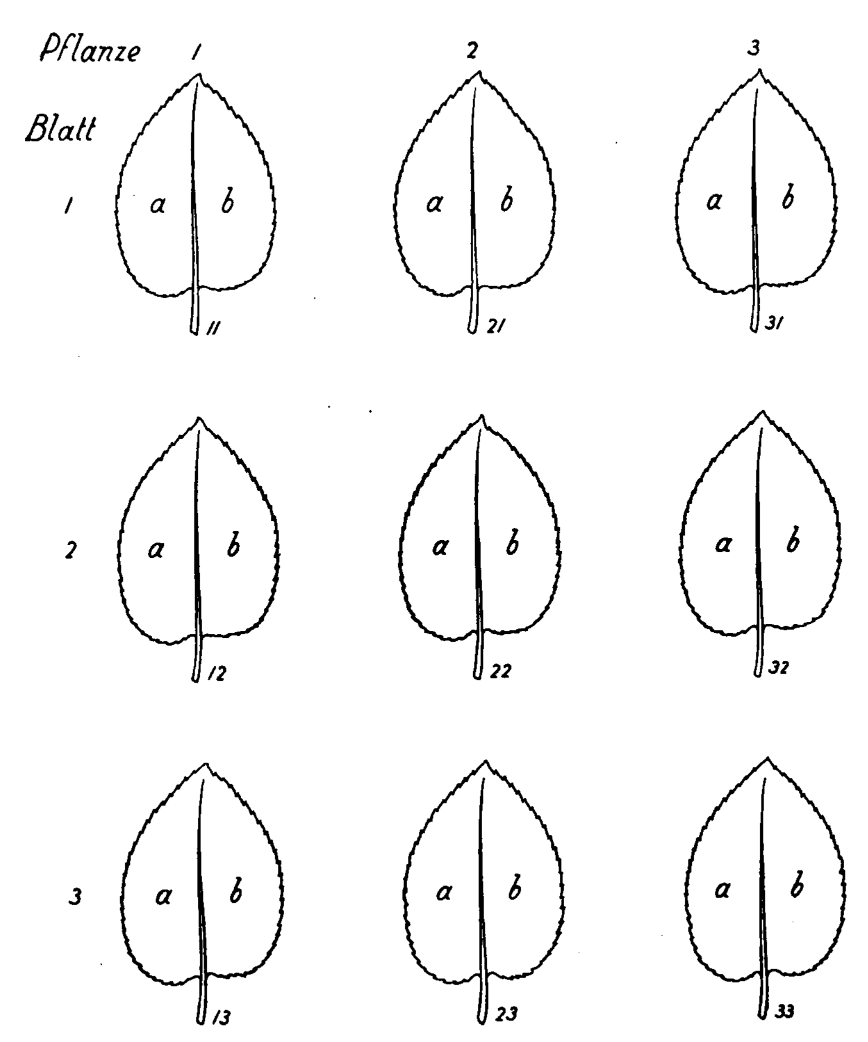


Abb. 1. Schema der Probenahme. Die senkrechten Reihen stellen Blätter einer Pflanze dar, die wagerechten Reihen Blätter verschiedener Pflanzen, aber auf derselben Höhe. Das höchste Blatt der ersten Pflanze mit 11 angedeutet usw. (siehe auch Text S. 27). Die drei Gruppen bestanden also aus:

Gruppe I: 11, 22, 33.
Gruppe II: 13, 21, 32.
Gruppe III: 12, 23, 31.

Bei Versuchsanfang wurden die Hälften a von jeder Gruppe gesammelt, später nacheinander die Hälften b, zuerst die der ersten Gruppe, dann die der zweiten und schliesslich die der dritten Gruppe.

und die Blätter von oben nach unten auf dieselbe Weise nummerieren, sodass z.B. 11 das höchste Blatt der ersten Pflanze bedeutet und 23 das dritte (unterste) der zweiten Pflanze so war die Probenahme wie folgt (siehe auch Abb. 1): Die erste Gruppe enthielt die Blätter 11, 22, und 33, die zweite 13, 21 und 32, die dritte 12, 23 und 31. Auf jeder Blatthälfte wurde am Anfang des Versuches eine gleiche Oberfläche gestempelt und dann unmittelbar eine Hälfte von jedem Blatte jeder Gruppe gesammelt und der N-Gehalt der ausgeschnittenen Oberflächen bestimmt. Im Laufe des Versuches wurden dann nacheinander die übriggebliebenen Blatthälften der ersten Gruppe, dann die der zweiten Gruppe und schliesslich die der dritten Gruppe auf dieselbe Weise gesammelt und analysiert. Aenderungen des N-Gehaltes sind dann durch Vergleichen dieser letztgefundenen Werte mit denen der am Anfang des Versuchs gesammelten Hälften festzustellen.

Die Zahlen eines auf diese Weise angestellten Blankoversuchs sind in der Tabelle I zusammengestellt.

TABELLE I.

Vergleichung des N-Gehaltes gleicher Oberflächen von Hälften von Gruppen von drei Blättern. Spalte 3: absolute Werte in mg N, Spalte 4: Prozentsatz des durschnittlichen N-Gehaltes aller Bestimmungen (0,274). Die Zeitangaben in allen Tabellen gerechnet in Stunden vom Beginn des Versuchs an. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Blattnummer	Zeit seit Versuchsanfang	mg. N	% des durschn. N-Gehaltes
11, 22, 33.	0 h	0,274	100
Idem.	0 h	0,262	96
13, 21, 32.	0 h	0,286	104
Idem.	0 h	0,284	104
12, 23, 31.	0 h	0,278	101
Idem.	24 h	0,260	95

Von den ersten Gruppen wurden die beiden Hälften der Blätter am Anfang des Versuchs gesammelt. Von der dritten Gruppe eine Hälfte jedes Blattes am Anfang des Versuchs und die andere nach 24 Stunden.

In jeder einzelnen Gruppe ist eine befriedigende Uebereinstimmung der Werte gefunden worden, wie vor allem sehr deutlich aus einer Vergleichung der Prozentsätze des durchschnittlichen N-Gehaltes hervorgeht. Auch gegenseitig zeigen die

Gruppen eine ziemlich gute Uebereinstimmung. Der grösste Unterschied innerhalb einer Gruppe ist 6% des Mittelwertes. Die am meisten auseinandergehenden Werte aller Beobachtungen unterscheiden sich um 9% des durchschnittlichen Prozentsatzes.

Die Standardabweichung der absoluten Werte ist 0,011 mg. Das ist 4% des Mittelwertes. Wir meinen daraus schliessen zu dürfen, dass Unterschiede, grösser als 10%, reell sind.

Es zeigt sich also deutlich, dass die gewonnenen Werte in einem Blankoversuch ziemlich gut mit einander übereinstimmten Veränderungen sind reell, wenn sie wenigstens 10% des Anfangswertes betragen.

Da auch die Werte der drei Gruppen untereinander ziemlich gleich waren, wurde später eine Vereinfachung eingeführt. Auf jeder Hälfte von drei Blättern wurden drei gleiche Oberflächen gestempelt, eine an der Basis, eine an der Spitze und eine in der Mitte. Bei der ersten Probenahme wurde eine dieser abgestanzten Oberflächen aus der Basis des ersten Blattes, eine aus der Mitte des zweiten Blattes und eine aus der Spitze des dritten Blattes genommen, bei der zweiten Probenahme wurden gesammelt: Eine Oberfläche aus der Mitte des ersten Blattes, eine aus der Spitze des zweiten Blattes, und eine aus der Basis des dritten Blattes, usw. (siehe auch Abb. 2). Auf diese Weise

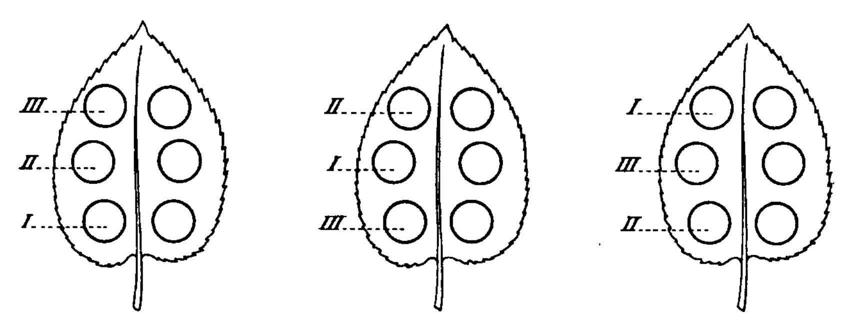


Abb. 2. Schema der zweiten Weise der Probenahme. Auf jeder Hälfte dreier Blätter drei gleiche Oberflächen gestempelt. Mit I sind die Oberflächen, die bei der ersten Probenahme gesammelt werden, bezeichnet, mit II die der zweiten Probenahme, mit III die der dritten Probenahme. Bei jeder Probenahme wird also ein Stück aus der Basis, ein Stück aus der Mitte und eins aus der Spitze eines Blattes gesammelt.

enthielten alle Proben ein Stück der Basis, eines der Mitte und eines der Spitze eines Blattes. Auf diese Weise war es möglich, mit einer Pflanze mit drei Blättern, oder auch mit drei Pflanzen mit je einem Blatt zu arbeiten. Im letzten Fall muss man

im Obenstehenden statt des ersten Blattes lesen: das Blatt der ersten Pflanze, usw.

In Tabelle II sind die Zahlen eines derartigen Blankoversuchs zusammengestellt, sowohl für die drei höchsten Blätter (1, 2, 3) als für die drei untersten (4, 5, 6).

TABELLE II.

N-Gehalt von gleichen Oberflächen der drei höchsten (1, 2, 3) und der drei untersten Blätter einer Pflanze; in mg. N und als % des Anfangswertes. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% Anfangswert
1, 2, 3, 1e Analyse	0 h	0,166	100
Idem, 2e Analyse	20 h	0,162	98
Idem, 3e Analyse	42 h	0,162	98
Idem, 4e Analyse	90 h	0,142	86
4, 5, 6, 1e Analyse	0 h	0,140	100
Idem, 2e Analyse	20 h	0,140	100
Idem, 3e Analyse	42 h	0,140	100
Idem, 4e Analyse	90 h	0,116	83

Die Werte der nacheinander folgenden Analysen sind während der ersten 42 Stunden sehr konstant. Für die untersten Blätter sind diese Werte einander sogar vollkommen gleich, aber auch in den höchsten Blättern ist der Unterschied nur sehr gering. Der Wert nach 90 Stunden weist in beiden Fällen eine bedeutende Abnahme des N-Gehaltes auf, im Fall der höchsten Blätter ist die Abnahme vielleicht etwas kleiner als in dem der untersten Blätter. Diese Abnahme ist wahrscheinlich einer Schädigung der Blätter infolge des wiederholten Abschneidens von Stücken der Blätter zuzuschreiben.

Für die ersten drei Werte ist die Standardabweichung noch viel geringer als bei der erstbeschriebenen Methode der Probenahme σ der absoluten Werte ist für die obersten Blätter 0,002 mg, in % des Anfangswertes also nur 1%. Wir könnten hier also Unterschiede von ungefähr 3% schon reell nennen. Doch kommt es mir besser vor, bei allen Versuchen mit einer Fehlergrenze von 10% zu rechnen.

Es hat sich also deutlich herausgestellt, dass auch die auf diese Weise gewonnenen Werte gut vergleichbar waren und geraume Zeit konstant blieben, nur der Wert nach 90 Stunden zeigte eine bedeutende Abnahme.

In den Versuchen wurden unmittelbar nach der ersten Probenahme die ableitenden Blätter mit dem Transportstoff, in den meisten Fällen also Kaffein, behandelt. Im Anfang der Unter-

suchung wurde er, in Agar-Agar gelöst, auf die Hinterseite der Blätter gebracht. Später geschah dies vermittels Watte, die mit einer Lösung des Transportstoffs benetzt war. Die meisten Versuche wurden aber angestellt mit Pflanzen, deren ableitende Blätter mit einer 1% igen Lösung infiltriert worden waren, wie MOTHES (42) bei seinen Ernährungsversuchen tat.

Eine Zunahme des N-Gehaltes im Verhältnis zur Oberfläche beweist, dass die empfangenden Blätter mittels Transport N-haltige Substanzen aufgenommen haben.

Um die Blätter in, von denen in dem Zimmer mit konstanter Temperatur und Feuchtigkeit herrschenden, abweichende Umstände zu bringen, wurden sie in kleine flache gläserne Gefässchen gebracht. Eine derartige Kammer ist in Fig. 3 S. 36 abgebildet. An einem Ende war eine kreisrunde Öffnung, durch die das Blatt in die Kammer hineingebracht werden konnte. Dann konnte es mittels eines durchlöcherten, halbierten Korkstopfens, der den Blattstiel umfasste, abgeschlossen werden. Am anderen Ende wurde die Kammer durch einen doppelt durchbohrten Korkstopfen abgeschlossen. Durch die eine Durchlöcherung war ein Glasröhrchen gebracht worden, durch das ein bestimmtes Gasgemisch hineinströmen konnte, in dem anderen steckte ein Röhrchen, durch welches das Gas wieder hinausströmen konnte. Die Abmessungen dieser Kämmerchen waren: Durchschnitt der beiden Öffnungen 1,5 cm; Dicke des erweiterten Teiles 1,2—1,5 cm; grösste Breite dieses Teiles 4 cm; Länge 7 cm.

Für Hydrangea paniculata wurden auch derartige Kammern gebraucht (siehe S. 24), ihre Grösse war natürlich den Abmessungen der Blätter dieser Pflanze angepasst. Sie waren: Durchschnitt der beiden Öffnungen 1,5 cm; Dicke des erweiterten Teiles 1,5 cm: grösste Breite dieses Teiles 5,5 cm; Länge 11—12 cm.

b. *Versuche.* In den ersten Versuchen wurde also der Transportstoff in Agar-Agar auf die Hinterseite der Blätter gebracht. In Tabelle III ist die Veränderung des N-Gehaltes der empfangenden Blätter (Siehe S. 25) bei einem derartigen Versuche wiedergegeben. Unmittelbar nach der ersten Probenahme wurde auf die Hinterseite der ableitenden Blätter eine Lösung von 1,5% Asparagin in 2% Agar gebracht. Für den Versuch wurden drei Pflanzen, jede mit drei ableitenden und drei empfangenden Blättern, gebraucht, von denen auf die erste, auf S. 26 besprochene Weise die Proben genommen wurden.

Die Zahlen tun sehr deutlich dar, dass in den empfangenden Blättern eine Zunahme des N-Gehaltes auftritt.

TABELLE III.

N-Gehalt gleicher Oberflächen von Blatthälften der empfangenden Blätter, nach Behandlung der ableitenden Blätter mit 1,5% Asparagin in 2% Agar-Agar. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
11, 22, 33, 1e Analyse	0 h	0,206	100
Idem, 2e Analyse	29 h	0,228	111
13, 21, 32, 1e Analyse	0 h	0,214	100
Idem, 2e Analyse	43 h	0,272	127
12, 23, 31, 1e Analyse	0 h	0,204	100
Idem, 2e Analyse	72 h	0,224	110

Alle Werte zeigen eine Zunahme des N-Gehaltes, die ausserhalb der Fehlergrenzen liegt. Nach 43 Stunden ist diese Zunahme am grössten, der Wert nach 72 Stunden ist ungefähr dem nach 29 Stunden gleich. Allem Anschein nach hat also in den letzten 29 Stunden des Versuchs wieder eine Abnahme des N-Gehaltes stattgefunden. Diese könnte mit der in der letzten Versuchsperiode des Blankoversuchs von Tabelle II gefundenen Abnahme übereinstimmen. Es gibt aber noch eine andere Erklärungsmöglichkeit. Die ableitenden Blätter wurden in diesen Versuchen geschädigt, nach 24 bis 48 Stunden wurden sie schlaff und gelblich, auch fielen im Laufe des Versuchs einige ab. Es ist nun möglich, dass diese Blätter auf die Dauer nicht mehr ableiteten, — die abgefallenen schieden sowieso aus —, und dass dann die empfangenden Blätter, die einen sehr hohen N-Gehalt erhalten hatten, anfingen, N nach anderen Teilen der Pflanze abzuleiten.

Jedenfalls ist es klar, dass ein Transport N-haltiger Verbindungen von den ableitenden Blättern nach den empfangenden stattgefunden hat.

Es machte keinen Unterschied, ob man die höchsten oder die untersten Blätter als empfangende oder ableitende Blätter gebrauchte. Tabelle IV zeigt die Zahlen für die empfangenden Blätter eines Versuchs, der dazu diente, dies zu untersuchen. Von Versuch a. waren die drei untersten Blätter die ableitenden, von b. die drei obersten. Der Transportstoff war in diesem Versuch Asparagin, das in Watte auf die Hinterseite der Blätter gebracht wurde. 24 Stunden nach Anfang des Versuches wurde die Watte von den Blättern entfernt, immerhin waren am Ende

TABELLE IV (a und b).

N-Gehalt der empfangenden Blätter. Die ableitenden Blätter waren mit in 1%igem Asparagin getränkter Watte versehen. a. Die drei untersten Blätter leiten ab. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
11, 22, 33, 1e Analyse	0 h	0,232	100
Idem, 2e Analyse	18 h	0,240	103
13, 21, 32, 1e Analyse	0 h	0,240	100
Idem, 2e Analyse	25 h	0,416	173
12, 23, 31, 1e Analyse	0 h	0,226	100
Idem, 2e Analyse	45 h	0,382	169
b. Die drei obersten Blätter leiten ab.			
11, 22, 33, 1e Analyse	0 h	0,340	100
Idem, 2e Analyse	18 h	0,322	95
13, 21, 32, 1e Analyse	0 h	0,318	100
Idem, 2e Analyse	25 h	0,510	160
12, 23, 31, 1e Analyse	0 h	0,318	100
Idem, 2e Analyse	45 h	0,474	149

des Versuchs die Blätter braun gefärbt.

Die Zahlen der beiden Versuche sind sehr wenig voneinander verschieden. Sowohl Versuch a. wie auch Versuch b. zeigen während der ersten 18 Stunden keine Änderung des N-Gehaltes, denn die Unterschiede sind bei keinem Versuche ausserhalb der Fehlergrenzen. In den folgenden sieben Stunden fand in beiden Versuchen eine starke Steigerung des N-Gehaltes der empfangenden Blätter statt. Die Zunahme ist in beiden Versuchen sehr bedeutend, bei a. etwas mehr als bei b. Dieser geringe Unterschied kann aber nicht zu der Schlussfolgerung führen, dass die Pflanzen in den beiden Versuchen sich verschieden verhalten.

Während der letzten Versuchsperiode hat in Versuch b. eine Abnahme stattgefunden. Diese Abnahme ist jedoch nicht gross und liegt kaum ausserhalb der Fehlergrenzen. Bei dem Versuch, in dem die drei höchsten Blätter mit dem Transportstoff versehen waren, wurde während der letzten Versuchsperiode keine Abnahme des N-Gehaltes gefunden. In der letzten Versuchsperiode ist also vielleicht wohl ein Unterschied zwischen beiden

Versuchen festzustellen. Dieser würde darauf hindeuten können, dass die jüngeren Blättern eher N-Verbindungen abzuleiten anfangen, als die älteren. *Jedoch ist es klar, dass es keinen Unterschied macht, ob man die untersten oder die höchsten Blätter als ableitende Blätter benutzt.* Bei den im Folgenden zu besprechenden Versuchen wurden denn auch bald die höchsten bald die untersten Blätter als ableitende Blätter benutzt, je nachdem es bei jedem Versuch am besten passte, und nie wurde ein Unterschied gefunden.

Eine ähnliche Zunahme des N-Gehaltes wie nach Behandlung der ableitenden Blätter mit Asparagin wurde auch gefunden, wenn diese Blätter mit Kaffein behandelt wurden. Das geht deutlich aus Tabelle V hervor, wo die Zahlen eines Versuchs zusammengestellt sind, bei dem auf die Hinterseite der ableitenden Blätter eine 1% ige Lösung von Kaffein in Watte gebracht worden war. Weiter war dieser Versuch dem vorher besprochenen (S. 31 f.) mit Asparagin in Agar-Agar ganz gleich.

TABELLE V.

N-Gehalt gleicher Oberflächen von Hälften der empfangenden Blätter, nach Behandlung der ableitenden Blätter mit 1% Kaffein in Watte. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
11, 22, 33, 1e Analyse	0 h	0,168	100
Idem, 2e Analyse	29 h	0,260	155
13, 21, 32, 1e Analyse	0 h	0,168	100
Idem, 2e Analyse	53 h	0,256	152
12, 23, 31, 1e Analyse	0 h	0,172	100
Idem, 2e Analyse	72 h	0,258	150

Auch hier zeigten die empfangenden Blätter eine bedeutende Zunahme des N-Gehalts, die schon nach 29 Stunden ihren Höchstwert erreicht hat. Die Werte nach 53 und nach 72 Stunden sind hiervon nicht verschieden.

Es ist auffallend, dass in den Fällen, wo der Transportstoff in Watte auf die Blätter gebracht wurde, der N-Gehalt der empfangenden Blätter viel mehr zunahm, als wenn der Transportstoff in Agar-Agar verabfolgt wurde. Wahrscheinlich rührt das daher, dass im letzten Fall nur einmal Agar auf die Blätter gebracht werden konnte, während die Watte, wenn sie ausgetrocknet war, wieder von neuem mit der Transportstofflösung

benetzt wurde. Die Blätter konnten also mehr N aufnehmen und daher auch mehr N nach den empfangenden Blättern ableiten.

Auch bei Verabfolgung von Kaffein in Watte wurden die Blätter geschädigt. *Bei allen obengenannten Versuchen also wurden die ableitenden Blätter im Laufe des Versuches geschädigt.* Wenn die Watte in sehr dünner Schicht verwendet wurde, war es immerhin möglich, dieser Schädigung ziemlich gut vorzubeugen. Da aber auch dies nicht immer den gewünschten Erfolg erzielte, wurde nunmehr der Transportstoff mittels Infiltration in die ableitenden Blätter gebracht, gemäss der von MOTHES (42) bei seinen Ernährungsversuchen angewendeten Methode.

Diese Versuche hatten den folgenden Verlauf: Nachdem die überschüssigen Blätter nebst der Seitenäste und der Spitze in gebräuchlicher Weise (Siehe S. 25) entfernt worden waren, wurden auf den empfangenden Blättern die Oberflächen für die Probenahme abgestempelt. Auf den ableitenden Blättern wurden nur die Oberflächen für die erste Probenahme gestempelt, da sich sonst die Stempelfarbe in der Infiltrationsflüssigkeit lösen würde. Die Markierungen würden dann verschwinden und ausserdem die Lösung verunreinigt werden. Die Stempel für die späteren Analysen der ableitenden Blätter wurden nach der Infiltration, wenn die Blätter wieder normal aussahen, aufgedrückt.

Nach der ersten Probenahme wurden die ableitenden Blätter in der Lösung des Transportstoffs untergetaucht und so unter die Glocke einer Wasserstrahlluftpumpe gestellt und evakuiert. Mit grösster Vorsicht wurde dann wieder Luft hineingelassen, wobei die Blätter allmählich und möglichst schonend infiltriert wurden. Danach wurden die Pflanzen wieder in das Zimmer mit konstanter Temperatur gebracht, in gutes Licht gestellt, sodass das Wasser wieder durch Transpiration aus den Interzellularräumen verschwinden konnte. Auf diese Weise infiltrierte Blätter wiesen nie eine Schädigung auf, wie es um den Transport gestellt war, zeigt Tabelle VI. In diesem Versuch erfolgte die Probenahme auf die zweite auf S. 28 beschriebene Weise.

Die Zahlen sind also sehr wenig verschieden, der grösste Unterschied ist in % des Anfangswertes nur 3%. Der N-Gehalt ist also unverändert geblieben, während doch der Versuch lange genug gedauert hat, um bei Verabfolgen des Transportstoffs mittels Agar-Agar oder Watte einen bedeutenden Transport stattfinden zu lassen.

TABELLE VI.

N-Gehalt der empfangenden Blätter nach Infiltration der ableitenden Blätter mit 1% Kaffeinlösung. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
Empfangende Bl. 1e An.	0 h	0,252	100
Idem, 2e Analyse	24 h	0,250	99
Idem, 3e Analyse	49 h	0,254	101
Idem, 4e Analyse	71 h	0,246	98

Der Transport in den beiden soeben genannten Fällen war also durch die Schädigung der Blätter verursacht worden. Es musste also nach einem Einfluss gesucht werden, der einen Transport verursachen konnte, ohne dass die ableitenden Blätter geschädigt würden.

ABSCHNITT III.

Einfluss von Feuchtigkeitsunterschieden auf den Transport.

§ 1. *Einleitung.* Es erschien mir nicht ausgeschlossen, dass Turgorunterschiede auf die eine oder andere Weise einen Einfluss auf den Transport haben könnten. Derartige Unterschiede sind ziemlich leicht darzustellen, indem man die ableitenden und die empfangenden Blätter in Luft mit verschiedenem Feuchtigkeitsgehalt bringt. Zu diesem Zweck wurden die Blätter in flache gläserne Gefässchen gebracht, wie auf Seite 30 schon beschrieben worden ist. Durch diese Kammern wurde ein Luftstrom geleitet, der einen bestimmten Feuchtigkeitsgrad zeigte. Mittels einer Wisa-Pumpe wurde Luft erst durch zwei Waschflaschen mit reinem Wasser oder mit einer Salzlösung bestimmter Konzentration geleitet, sodass die Luft eine Feuchtigkeit bekam, die mit der Dampfspannung der benutzten Lösung übereinstimmte. Wenn die Waschflaschen mit Wasser gefüllt waren, wurde die Luft also mit Wasserdampf gesättigt. Zur Kontrollierung des Luftstroms war vor jede Kammer noch eine kleine Waschflasche, mit derselben Flüssigkeit wie die grossen gefüllt, nebst einem Quetschhahn geschaltet. Hiermit war also die Strömungsgeschwindigkeit in jeder Kammer apart zu regulieren (siehe Fig. 3).

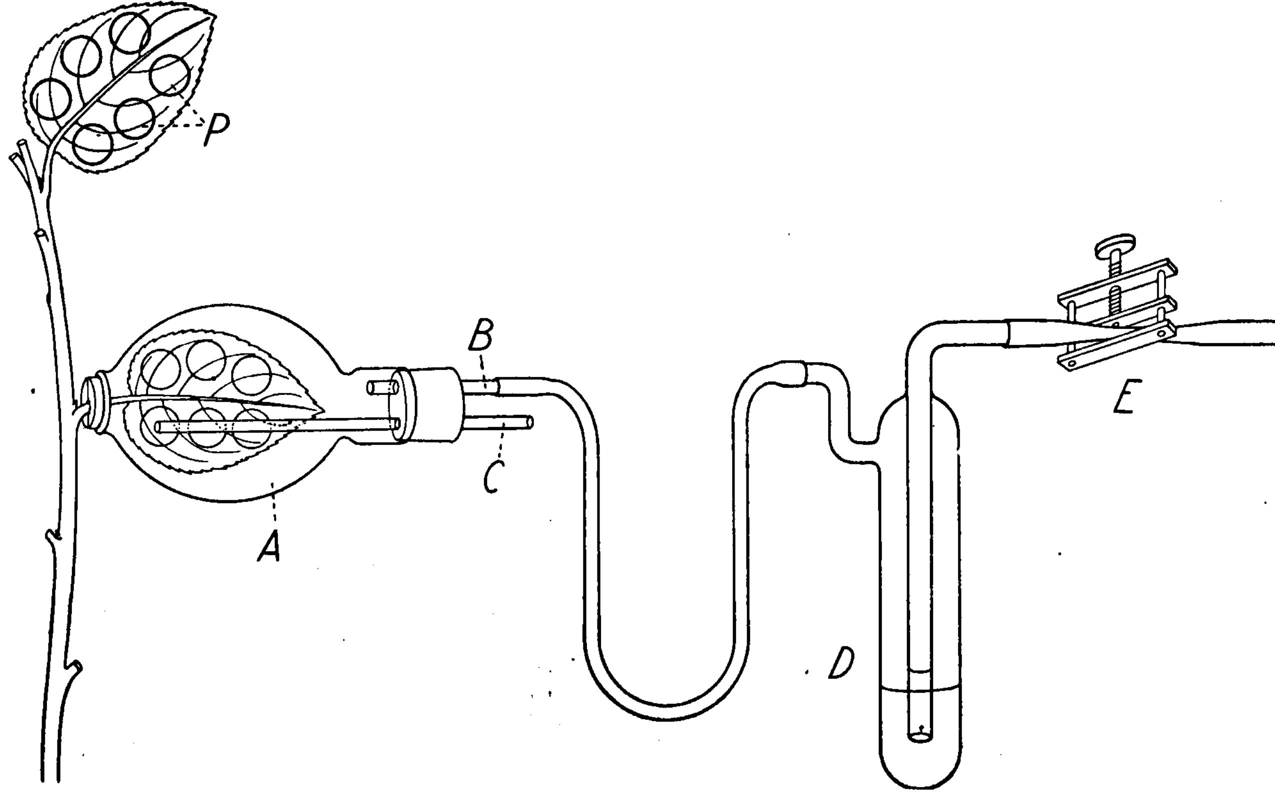


Abb. 3. System von einem Stengel mit einem empfangenden und einem ableitenden Blatte. Das untere Blatt in einer feuchten Kammer (A) eingeschlossen. B zuleitende, C ableitende Röhre. D Waschflasche zur Kontrolle und E Quetschhahn zur Regulierung des Luftstroms.

Nach der Infiltration, die auf die auf S. 34 beschriebene Weise erfolgte, wurden die ableitenden Blätter in die Kammern gebracht, sobald sie wieder ein normales Aussehen zeigten. Dies war meistens drei bis vier Stunden nach der Infiltration der Fall. Die ableitenden Blätter wurden nur für die Probenahmen aus den Kammern geholt.

2. *Versuche.* Tabelle VII zeigt die Änderungen des N-Gehaltes der empfangenden Blätter, wenn die ableitenden Blätter in, durch mit Wasserdampf gesättigter Luft durchströmten Kammern (weiter: feuchte Kammern genannt) eingeschlossen waren. Die empfangenden Blätter waren in den Feuchtigkeitsverhältnissen der Zimmer mit konstanter Temperatur (Feuchtigkeit 80—85%).

TABELLE VII.

N-Gehalt der empfangenden Blätter, nachdem die ableitenden Blätter mit 1% Kaffeinlösung infiltriert und in feuchte Kammern eingeschlossen waren. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
Empf. Blätter 1e An.	0 h	0,112	100
Idem, 2e Analyse	5½ h	0,114	102
Idem, 3e Analyse	25½ h	0,116	104
Idem, 4e Analyse	48 h	0,148	132
Idem, 5e Analyse	71½ h	0,152	135

Die Probenahme geschah auf die zweite auf S. 28 beschriebene Weise. Die zweiten Proben wurden unmittelbar vor dem Einschliessen der ableitenden Blätter in die feuchten Kammern genommen, der N-Gehalt war dem Anfangswert vollkommen gleich, in den darauffolgenden 20 Stunden hat der Gehalt auch noch nicht zugenommen, erst der Wert von 48 Stunden nach dem Versuchsbeginn oder 42½ Stunden nach Beendigung der Infiltration zeigt eine deutliche Zunahme, der Wert nach 71½ Stunden zeigt in Bezug auf den vorhergenannten keine Änderung.

Dass in den ersten 25½ Stunden kein Transport stattgefunden hat, kann man durch die Annahme erklären, dass das Kaffein diese Zeit benötigte, um in die Transportbahnen des ableitenden Blattes zu kommen. In den weiteren 24 Stunden ist der Transport dann hauptsächlich erfolgt, die kleine, nicht ausserhalb der Fehlergrenzen liegende, Zunahme nach 25½ Stunden deutet vielleicht darauf hin, dass zu dieser Zeit der Transport schon

angefangen hat. In der letzten Versuchsperiode findet kein Transport statt, vielleicht war dann ein Gleichgewicht erreicht. Es ist auch möglich, dass wohl Transport erfolgte, aber dass gleich viel aus den empfangenden Blättern abgeleitet wurde wie aus den ableitenden Blättern hineinkam. Später (siehe S. 46 f.) werden Ergebnisse besprochen werden, die darauf hindeuten, dass diese Erklärung nicht zu Recht besteht.

Nachdrücklich will ich hier noch mitteilen, dass dieser Versuch sowie alle schon besprochenen und später noch zu besprechenden Versuche mehrfach wiederholt worden ist und immer dieselben Ergebnisse hatte. Die in den Tabellen zusammengestellten Versuche sind also nur Beispiele mehrerer gleich ablaufenden Versuche.

Durch diese Versuche ist also bewiesen, dass bei im übrigen normalen Umständen ein Transport von einem Blatte zum anderen möglich ist, wenn die ableitenden Blätter in einer Atmosphäre verbleiben, die mit Wasserdampf gesättigt ist, während die empfangenden Blätter in einer Umgebung mit 80—85% Feuchtigkeit sind.

Durch diesen Versuch ist natürlich noch nicht bewiesen, dass der Unterschied an Feuchtigkeit bei den ableitenden und den empfangenden Blättern den Transport verursacht. Darum wurden auch Versuche angestellt, bei denen alle sechs Blätter in feuchte Kammern gebracht wurden. Weiter waren diese Versuche den vorhergehenden ganz gleich.

Tabelle VIII zeigt die Zahlen eines Versuches, bei dem sowohl die ableitenden, als auch die empfangenden Blätter in feuchte Kammern eingeschlossen waren.

TABELLE VIII.

N-Gehalt der empfangenden Blätter, nach Infiltration der ableitenden Blätter mit 1% Kaffeinlösung. Ableitende und empfangende Blätter in feuchten Kammern. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
Empf. Blätter 1e An.	0 h	0,098	100
Idem, 2e Analyse	43 h	0,096	98
Idem, 3e Analyse	67 h	0,092	94
Idem, 4e Analyse	91 h	0,098	100

Aus der Tabelle geht deutlich hervor, dass während der 91 Stunden, die der Versuch dauerte, keine Änderung des N-Gehaltes der empfangenden Blätter stattgefunden hat. Auffallend

ist, dass in Abweichung von dem bei dem Blankoversuch (S. 29) gefundenen Ergebnis der Wert nach 91 Stunden gleich dem Anfangswert war. Man könnte denken, dass doch noch sehr wenig Transport stattgefunden hat, es ist aber auch möglich, dass die Feuchtigkeit den schädigenden Einfluss der Schnittwunden, die bei den Probenahmen entstanden waren, hemmte. Vielleicht war auch dieser schädigende Einfluss bei den späteren Versuchen nicht mehr so gross, zufolge grösserer Gewandtheit bei dem Stempeln der Marken und dem Ausschneiden der Proben. Jedenfalls ist es deutlich, dass von einem Transport in diesem Versuch nicht die Rede sein kann. Auch wenn die ableitenden und die empfangenden Blätter beide in der Atmosphäre des Versuchszimmers verblieben, erfolgte kein Transport, wie aus der auf S. 33 besprochenen Tabelle V hervorgeht. *Wenn die ableitenden und die empfangenden Blätter in denselben Feuchtigkeitsumständen sind, findet also kein Transport statt.*

Auch wenn die ableitenden Blätter in einer Umgebung mit 80—85% Feuchtigkeit und die empfangenden Blätter in feuchte Kammern geschlossen sind, erfolgt kein Transport. Tabelle IX zeigt den Gang des N-Gehaltes der empfangenden Blätter eines derartigen Versuchs.

TABELLE IX.

N-Gehalt der empfangenden Blätter, nach Infiltration der ableitenden Blätter mit 1% Kaffein-Lösung. Ableitende Blätter bei 80—85% Feuchtigkeit, empfangende Blätter in feuchten Kammern. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
Empf. Blätter 1e An.	0 h	0,290	100
Idem, 2e Analyse	24 h	0,290	100
Idem, 3e Analyse	48 h	0,270	93
Idem, 4e Analyse	79 h	0,250	86

Aus der Tabelle ist ersichtlich, dass während der ersten 24 Stunden der N-Gehalt unverändert geblieben ist, während der darauffolgenden 24 Stunden hat eine Abnahme stattgefunden, die aber noch nicht ausserhalb der Fehlergrenzen liegt. Die Abnahme, die in den letzten 24 Stunden erfolgt, liegt aber wohl ausserhalb der Fehlergrenzen. Es erscheint mir, dass in diesem Versuch wirklich eine Abnahme des N-Gehaltes erfolgt ist. Es ist nicht unmöglich, dass dies eine Schädigungserscheinung

ist, mir ist es aber wahrscheinlicher, dass die Blätter unter dem Einfluss der hohen Feuchtigkeit ein wenig N abgeleitet haben. Auch die parallelen Versuche zeigten eine ein wenig ausserhalb der Fehlergrenze liegende Abnahme. Jedenfalls ist es deutlich, dass ein Transport von N-haltigen Verbindungen nach dem empfangenden Blatte nicht stattfindet, wenn dieses Blatt in einer feuchten Kammer eingeschlossen ist.

Feuchtigkeit kann also nur einen Transport verursachen, wenn die ableitenden Blätter in einer mit Wasserdampf gesättigten Umgebung sind, während sich die empfangenden Blätter in einem trockneren Raum befinden müssen.

ABSCHNITT IV.

Auf welchen Bahnen findet der Transport unter Einfluss von Feuchtigkeitsunterschieden statt?

In erster Linie war es nun wichtig zu untersuchen, ob der im vorigen Abschnitt behandelte Transport durch das Holz oder durch das Phloëm vermittelt wird. Da dieser Transport von einem feuchten Blatte zu einem in trockner Umgebung erfolgte, erschien es nicht unmöglich, dass das Holz die Bahn des Transportes sei.

1. *Einfluss vom Verstopfen des Holzes.* Um die Frage zu lösen, ob der Transport durch das Holz vermittelt wird, wurde dieses mittels Kakaobutter verstopft. Die Kakaobutter war mit Sudan III gefärbt, dies ermöglichte es, nach Beendigung des Versuchs an Durchschnitten zu untersuchen, ob wirklich alle Gefässe verstopft waren.

Weil es sehr schwierig war, die Pflanzen, von denen die Holzgefässe verstopft waren, turgeszent zu erhalten, war es nötig mit Pflanzen zu arbeiten, an denen so wenig Blätter wie möglich waren. Da die Probenahme auf die zweite auf S. 28 beschriebene Weise erfolgte, war es möglich, bei jedem Versuch mit drei Pflanzen mit je einem ableitenden und einem empfangenden Blatt zu arbeiten. Das untere Blatt war das ableitende.

Beim Versuchsbeginn wurden die obersten Stücke dreier Pflanzen mit je sechs ausgewachsenen Blättern unter flüssiger Kakaobutter abgeschnitten. Hierin wurden die Blätter einige Stunden stehengelassen, bis die Kakaobutter wenigstens einige cm über das zu infiltrierende Blatt gestiegen war. Da die Stengel von Impatiens Marianae sehr durchsichtig sind, war das

ohne weiteres festzustellen. Dann wurden alle Blätter bis auf zwei, die so gut wie möglich gerade übereinander stehen müssten, nebst der Spitze und den Seitenästen abgetragen. Der Stengel wurde dann mit feuchter Watte umgeben und auch die Blätter wurden auf der Unterseite mit feuchter Watte versehen. Wenn alles wieder turgeszent war, wurden die Oberflächen auf den Blättern gestempelt und die ersten Proben genommen, danach infiltriert usw., sodass der Versuch weiter auf gewöhnliche Weise verlief.

Tabelle X gibt die Zahlen eines derartigen Versuches. Bei diesem Versuch waren die Holzgefässe bis zur halben Strecke zwischen dem ableitenden und dem empfangenden Blatt verstopft. Mikroskopische Untersuchung zeigte, dass in den untersuchten Schnitten (Quer- und Längsschnitten) etwa 1,5 cm oberhalb des ableitenden Blattes wirklich alle Gefässe verstopft waren. In einigen anderen Versuchen war dies nicht immer der Fall, es ist mir jedoch bei drei Versuchen gelungen, wirklich alle Gefässe abzuschliessen. Ich will noch davon Mitteilung machen, dass die Querschnitte nicht immer ganz sichere Ergebnisse gewähren. Bei Längsschnitten sieht man, dass oft ein Gefäss auf eine gewisse Strecke mit Kakaobutter gefüllt ist, dann eine Strecke nicht, und dann wieder wohl. Dies rührt vielleicht daher, dass der Stengel während des Aufnehmens der Kakaobutter welkt und schrumpft, später wird der Stengel wieder turgeszent, gewinnt also auch seine ursprüngliche Länge wieder, und dann kommen Unterbrechungen in der Kakaobutterfüllung ohne dass jedoch das Gefäss wieder leitfähig würde. Es erscheint mir also, dass die Gefässe mit der Kakaobutter wirklich gut verstopft sind.

TABELLE X.

N-Gehalt der empfangenden Blätter nach Verstopfung der Gefässe mit Kakaobutter. Ableitende Blätter in feuchten Kammern, und mit Kaffein 1% infiltriert. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
Empf. Blätter, 1e An.	0 h	0,134	100
Idem, 2e Analyse	45 h	0,182	136
Idem, 3e Analyse	72 h	0,222	166
Idem, 4e Analyse	96 h	0,204	152
Idem, 5e Analyse	118 h	0,214	160
Idem, 6e Analyse	141 h	0,212	158

Die Zahlen tun deutlich dar, dass eine grosse Zunahme des N-Gehaltes in den empfangenden Blättern erfolgt ist. Nach 45 Stunden ist dies schon sehr deutlich, aber auch in den weiteren 24 Stunden des Versuchs geht die Zunahme noch weiter. Vielleicht würde man in diesem Verlauf eine Abweichung von dem gewöhnlichen vermuten, denn in den bisher besprochenen Versuchen fand der Transport hauptsächlich zwischen 20 und 48 Stunden nach Versuchsanfang statt, in den weiteren 24 Stunden war meistens keine bedeutende Zunahme des N-Gehaltes der empfangenden Blätter gefunden worden. Dieser Unterschied ist aber nur scheinbar. Die Zeiten sind immer gerechnet von der ersten Probenahme ab; bei diesem Versuch konnten die infiltrierten Blätter erst 25 Stunden nach der ersten Probenahme in die feuchten Kammern geschlossen werden, bis dahin waren die Pflanzen zur Wiederherstellung des Turgors unter eine Glocke, die mit feuchtem Filtrierpapier bekleidet war, gestellt. Während dieser Zeit waren die ableitenden und die empfangenden Blätter in derselben Feuchtigkeit, ein Transport konnte dann nicht erfolgen. Selbstverständlich konnte das Kaffein wohl in den Blattzellen permeieren, hierdurch ist dann zu erklären, dass in den ersten 20 Stunden, die die ableitenden Blätter in den Kammern waren, schon ein bedeutender Transport stattgefunden hat. Dieser Transport ging auch in den folgenden 27 Stunden noch weiter, dann ist aber der Höchstwert erreicht, die folgenden Analysen ergeben etwas niedrigere Zahlen, die aber in Prozent des Höchstwertes nicht ausserhalb der Fehlergrenzen von demselben verschieden sind. Bei diesem Versuch ist es auch auffällig, dass die Zahlen so lange einander gleichblieben. 141 Stunden nach Versuchsbeginn ist der N-Gehalt noch nicht nennenswert unter den Höchswert gefallen. Auch dass der Versuch so lange dauern konnte, war schon merkwürdig und beweist, dass besonders kräftige Pflanzen verwendet wurden. Schädigungen waren nicht wahrzunehmen, und dies ist wahrscheinlich die Ursache davon, dass auch der N-Gehalt nicht sank. Der Versuch zeigte also keine grundsätzliche Abweichung von den zuvor besprochenen. *Es ist somit klar, dass die Verstopfung der Holzgefässe mit Kakaobutter den Transport nicht beeinflusst hat.*

§ 2. *Verstopfen der Siebröhren mit Eosin.* Es steht uns noch eine zweite Methode zur Verfügung, um zu untersuchen, welche Bahnen der Transport benutzt. Man kann nämlich die Siebröhren verstopfen durch eine Eosinbehandlung, die SCHUMACHER (50) bei seinen Pelargonien anwandte.

Auch für diese Versuche wurden Pflanzen mit einem ableitenden und einem empfangenden Blatt benutzt. Nachdem die Pflanzen in die Bechergläschen gestellt und die Spitze und überflüssigen Blätter beseitigt worden waren, wurde auf die Spitze der ableitenden und der empfangenden Blätter, von denen keine Proben genommen werden sollten, eine dünne Schicht Watte gebracht und diese mit einer Lösung von Eosin w. gelbl. 1 : 10.000 benetzt. Die Pflanzen verblieben dann drei Tage im Dunkeln, während die Watte, wenn ausgetrocknet, wieder mit der Eosinlösung benetzt wurde. Dann wurde die Watte weggenommen, die Blätter mit Wasser abgespült und die Marken gestempelt; weiter war der Lauf des Versuches wie gewöhnlich.

Die Pflanzen ertrugen diese Behandlung nicht ganz so gut, wie SCHUMACHER für Pelargonium beschreibt. Besonders die ableitenden Blätter waren dann und wann nach dem Infiltrieren geschädigt. Sie bekamen bisweilen das Aussehen von Blättern, auf die der Transportstoff in Agar-Agar gebracht worden war. Gleichartige Blätter leiteten aber sehr gut ab, wie aus den S. 31 ff. beschriebenen Versuchen hervorgeht. Es ist daher nicht sehr wahrscheinlich, dass durch diese Schädigung einem Transport vorgebeugt wurde.

Die anatomische Untersuchung erwies, dass die Siebröhren des Stengels mit Kallus gefüllt waren, die des Blattstiels waren oft kollabiert.

Tabelle XI zeigt, wie der N-Gehalt der empfangenden Blätter sich in einem derartigen Versuch verhält. In diesem Versuch waren die Blätter nicht geschädigt. In einer Dreizahl anderer Versuche wurde die Schädigung auch nicht gefunden, alle Versuche zeigten dasselbe Verhalten des N-Gehaltes der empfangenden Blätter.

Aus der Tabelle ersieht man, dass der N-Gehalt sich nicht

TABELLE XI.

N-Gehalt der empfangenden Blätter nach Eosinbehandlung. Ableitende Blätter, mit Kaffein 1% infiltriert und in feuchte Kammern eingeschlossen. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
Empf. Blätter, 1e An.	0 h	0,260	100
Idem, 2e Analyse	25 h	0,260	100
Idem, 3e Analyse	76 h	0,272	105

ändert. Der Wert nach 76 Stunden zeigt eine geringe Zunahme, die aber ganz innerhalb der Fehlergrenzen liegt. *Durch das Verstopfen der Siebröhren mit Eosin ist der Transport also verhindert worden.*

Durch diese Versuche, in Zusammenhang mit denen, wo das Holz mittels Kakaobutter verstopft worden war, *wird es wahrscheinlich gemacht, dass der Transport,* der erfolgt, wenn man die ableitenden Blätter in einer Umgebung, die mit Wasserdampf gesättigt ist, und die empfangenden Blätter in einer solchen mit 80-85% Feuchtigkeit hält, *durch das Phloëm vermittelt wird.*

ABSCHNITT V.

Einfluss der Feuchtigkeit auf die Aufnahme von Kaffein in den empfangenden Blättern.

§ 1. *Einleitung.* Bei dem Transport in dem System Blatt-Phloëm-Blatt muss man drei Phasen unterscheiden. Die erste ist die Aufnahme des Transportstoffes aus dem Parenchym der ableitenden Blätter in die Transportbahnen. Die zweite Phase ist selbstverständlich der Transport auf diesen Bahnen und die dritte ist die Abgabe des Stoffes aus diesen Bahnen in das Blattparenchym der empfangenden Blätter. Von jedem äusseren Einfluss muss, wenn möglich, die Wirkung auf jede dieser Phasen gesondert untersucht werden. Betreffs der Feuchtigkeit wurde hiermit einen Anfang gemacht.

Die genauere Bestudierung der ersten Phase begegnet grossen Schwierigkeiten. Dafür müsste man die Nerven und das Blattparenchym voneinander trennen. Dies würde bei Impatiens nur bei der Mittelrippe und den unmittelbar aus ihr entspringenden Seitennerven möglich sein. Bei dem, was dann als Blattparenchym übrigbleibt, würde immer noch ein grosser Teil der feineren Seitennerven anhaften. Auch ist es schwierig, für die Nerven eine Bezugsgrösse zu finden. Weiter ist noch eine grosse Schwierigkeit, dass durch die Infiltration das Kaffein in allen Interzellularräumen gleichmässig verteilt wird. Eine Zunahme des N-Gehaltes in einem Blatteil beweist also nicht, dass der Stoff wirklich in den Zellen anwesend ist.

Es würde möglich sein die erste Phase dadurch auszuschliessen, dass man das Kaffein unmittelbar in die Transportbahnen bringt. Es bleibt dann nur noch der Transport durch die Sieb-

röhren und die Aufnahme in das Parenchym der empfangenden Blätter übrig. Wenn also für den Stengel die äusseren Umstände in allen Versuchen gleichgehalten werden, sodass nur noch der Feuchtigkeitszustand der empfangenden Blätter variiert, so ist es wahrscheinlich, dass man grösstenteils den Einfluss der Umstände auf die letzte Phase studieren kann.

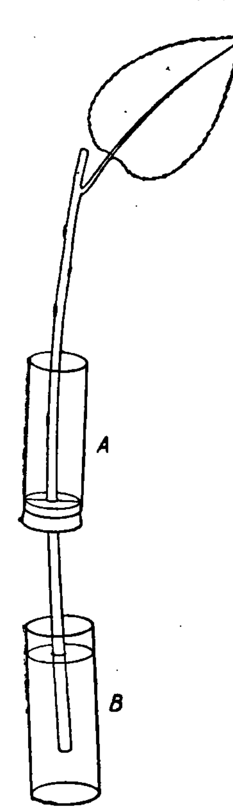


Abb. 4. System mit einem Blatte. Das untere Ende des Stengels in eine Kaffeinlösung (B) getaucht. In diesem Teil sind einige auf der Abbildung nicht angedeutete Längsschnitte gemacht. Bei A eine mit Wasser gefüllte Röhre.

§ 2. *Methode.* Die Schwierigkeit ist nun, den Transportstoff unmittelbar in die Transportbahnen einzuführen. Im Blatte ist das praktisch unmöglich. Es erschien also angebracht zu versuchen, ob es im Stengel gelänge. Um den Transportstoff so gut wie möglich mit den Siebröhren in Berührung zu bringen, ohne erst Parenchym passieren zu müssen, wurden einige Längsschnitte gemacht, zwischen den Gefässbündeln und in geringer Entfernung von der Basis eines abgeschnittenen Stengels. Das unterste Ende des Stengels wurde in eine 1% ige Kaffeinlösung gestellt. Um vorzubeugen, dass die Kaffeinlösung unmittelbar mit dem Transpirationsstrom mitgeführt würde und somit in die empfangenden Blätter käme, musste erst das Xylem verstopft werden.

Die Ausführung der Versuche wird im Folgenden beschrieben. Die für den Versuch benötigten Pflanzen wurden unter flüssiger Kakaobutter abgeschnitten und verblieben darin einige Stunden. Die Kakaobutter war dann meistens etwa 10 cm in den Stengel gestiegen. Der ganze Stengel war höchstens 20 cm lang. Danach wurden die Spitze, die Seitenäste und die Blätter abgetragen, sodass nur noch ein Blatt an der Pflanze übrigblieb. Ungefähr 5 cm über der unteren Schnittfläche wurde eine mit Wasser gefüllte Glasröhre mittels eines doppelt durchlöcherten Korkstopfens befestigt. (Siehe Abb. 4). Diese Röhre war ungefähr 5 cm lang, und der Durchschnitt war ungefähr 1 cm. Mittels

Leickschen Potetometerkitts wurde der Stopfen wasserdicht in die Röhre geschlossen und der Stengel wasserdicht in den Stopfen. Das über das Wasser der Röhre herausragende Stengelstück wurde mit feuchter Watte umwickelt; diese Watte steckte an der Unterseite im Wasser der Röhre und blieb also während des Versuchs stets feucht. Auf die Unterseite des Blattes wurde auch feuchte Watte gebracht. Es musste streng darauf geachtet werden, dass diese Watte in nicht zu dicker Schicht aufgelegt wurde, sonst wurde die Feuchtigkeit allzu hoch. Nachdem der Turgor wiederhergestellt war, wurden die Oberflächen zur Probenahme gestempelt auf dem einzigen Blatt einer jeden Pflanze, das also als empfangendes Blatt diente. Die Probenahme erfolgte auf die zweite auf S. 28 beschriebene Weise. Sofort nach der ersten Probenahme wurde die Basis jeder Pflanze, nachdem zwei Längsschnitte gemacht worden waren, in eine 1%ige Lösung von Kaffein gestellt. Bei den Versuchen, bei denen der Einfluss einer hohen Feuchtigkeit untersucht werden sollte, wurden die Blätter dann sofort in eine feuchte Kammer gebracht. Weiter wurden nur noch auf gewöhnliche Weise die Proben genommen.

§ 3. *Ergebnisse der Versuche.* Wenn die empfangenden Blätter ohne Kammern in der Feuchtigkeit des Versuchszimmers verblieben (80-85%), erfolgte, auch wenn das Kaffein in den Stengel verabfolgt wurde, eine bedeutende Zunahme des N-Gehaltes der empfangenden Blätter, wie aus Tabelle XII hervorgeht.

TABELLE XII.

N-Gehalt der Blätter von Pflanzen mit je einem Blatt. Basis des Stengels in 1%iger Kaffeinlösung. Holz mit Kakaobutter verstopft. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
Empf. Blätter, 1e An.	0 h	0,210	100
Idem, 2e Analyse	17½ h	0,234	111
Idem, 3e Analyse	24 h	0,248	118
Idem, 4e Analyse	44½ h	0,238	113

Schon nach 17½ Stunden zeigte der N-Gehalt der empfangenden Blätter eine Zunahme, die ausserhalb der Fehlergrenzen liegt; diese Zunahme geht auch während der folgenden 6½ Stunden weiter, der Unterschied von dem Wert nach 17½ Stun-

den ist nicht ganz ausserhalb der Fehlergrenzen, aber doch ziemlich bedeutend. In den dann folgenden 19½ Stunden findet eine kleine Abnahme statt, die jedoch noch weniger ausserhalb der Fehlergrenzen liegt, als die Zunahme zwischen 17½ und 24 Stunden nach Versuchsanfang. Während der letzten 19½ Stunden waren die Blätter mehr oder weniger gewelkt, vielleicht ist dies die Ursache der geringen Abnahme. Auffallend ist, dass in diesem Versuch schon nach 17½ Stunden ein bedeutender Transport erfolgt ist, während in den bisher besprochenen Versuchen dies meistens erst in den zweiten 24 Stunden der Fall war. In diesen war jedoch der Transportstoff in die Interzellularräume des Blattes gebracht, er musste hieraus erst in die Parenchymzellen, und in die Siebröhren eindringen, während im letzten Versuch der Transportstoff ungefähr unmittelbar mit den Siebröhren in Berührung gebracht worden war. Die Aufnahme konnte hier also viel schneller erfolgen. Dass die Zunahme des N-Gehalts kleiner ist als im allgemeinen nach Infiltration in die Blätter konstatiert wurde, rührt vielleicht daher, dass die Berührungsfläche in dem letzten Fall soviel grösser war als bei Verabfolgung des Kaffeins in Schnitten. Eine andere Erklärungsmöglichkeit wäre, dass das Kaffein in den Blättern in höherer Konzentration in die Siebröhren kommt als im Stengel. Eine nähere Untersuchung der Aufnahme des Kaffeins müsste hierüber Aufschluss erteilen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die Feuchtigkeit, in der das Blatt sich befand, den Transport auch in diesem System beeinflusste. Zu diesem Zweck wurde das Blatt sofort nach dem Setzen des Stengels in Kaffein in eine feuchte Kammer gebracht. Tabelle XIII zeigt das Verhalten des N-Gehaltes der Blätter bei einem derartigen Versuch.

TABELLE XIII.

N-Gehalt der Blätter von Pflanzen mit je einem Blatt. Basis des Stengels in 1%iger Kaffeinlösung, Holz mit Kakaobutter verstopft, Blätter in feuchten Kammern. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
Blatt, 1e Analyse	0 h	0,240	100
Blatt, 2e Analyse	20 h	0,242	101
Blatt, 3e Analyse	43 h	0,260	108

Während im vorigen Versuch schon nach 17½ Stunden eine Zunahme des N-Gehaltes erfolgt war, wird hier sogar nach 43 Stunden noch keine ausserhalb der Fehlergrenzen liegende Zunahme gefunden. Der Wert nach 20 Stunden unterscheidet sich kaum von dem Anfangswert, der Unterschied zwischen dem letzten Wert und dem Anfangswert ist ziemlich gross und legt den Gedanke nahe, dass doch ein wenig Transport während der letzten Versuchsperiode stattgefunden hat. Vielleicht rührt das daher, dass durch ein Leck bei der Befestigung der Wasserröhre eine der Versuchspflanzen ein wenig schlaff geworden war, auch das Blatt dieser Pflanze war nicht mehr ganz turgeszent. Dieses Blatt verblieb also ungefähr in denselben Umständen wie in einem Versuch, wo die Blätter in der Feuchtigkeit des Versuchszimmers sind. Es ist nun möglich, dass hierdurch das Blatt ein wenig Kaffein aufgenommen hatte. In anderen gleichartigen Versuchen wurde während der ganzen Versuchsdauer keine Zunahme des N-Gehalts gefunden.

Dass das Ueberbringen eines Blattes in eine trocknere Umgebung einen Transport wieder ermöglicht, nachdem dieser infolge grosser Feuchtigkeit zuerst nicht erfolgt war, geht sehr deutlich aus dem Versuch hervor, von dem in Tabelle XIV die Zahlen zusammengestellt sind. Während der ersten 23½ Stunden waren die Blätter in feuchten Kammern. Danach wurden die Proben für die zweite Analyse gesammelt, hiernach wurden die Blätter nicht wieder in die Kammern gebracht, sondern verblieben in der Feuchtigkeit des Versuchszimmers (80-85%).

TABELLE XIV.

N-Gehalt der Blätter von Pflanzen mit je einem Blatt. Basis des Stengels in 1%iger Koffeinlösung, Holz mit Kakaobutter verstopft, Blätter während der ersten 23½ Stunden in feuchten Kammern, während der letzten 19½ Stunden in 80—85% Feuchtigkeit. Temperatur 20—21° C. Beleuchtung siehe S. 24.

Material	Zeit	mg. N	% des Anfangswertes
Blatt, 1e Analyse	0 h	0,262	100
Blatt, 2e Analyse	23½ h	0,246	96
Blatt, 3e Analyse	43 h	0,288	110

Die Tabelle zeigt nun sehr deutlich, dass in den ersten 23½ Stunden kein Transport stattgefunden hat, die Abnahme des N-Gehalts liegt innerhalb der Fehlergrenzen. In der letzten Ver-

suchsperiode hat aber eine Zunahme stattgefunden, die ausserhalb der Fehlergrenzen liegt. In dieser Periode ist also ein Transport erfolgt.

In Zusammenhang mit den vorher besprochenen Versuchen, bei denen sich herausgestellt hat, dass zu einem Blatt, das in 80-85% Feuchtigkeit war, N-haltige Verbindungen zugeleitet wurden, aber nicht zu einem in mit Wasserdampf gesättigter Luft verbleibenden Blatte, ist dieser Versuch so deutlich, dass er nur ein einziges Mal genommen wurde. Die anderen Versuche wurden mehrere Male wiederholt und zeigten immer dieselben Ergebnisse.

Aus den in diesem Abschnitt besprochenen Versuchen kann man also die Schlussfolgerung ziehen, dass die Aufnahme des Transportstoffes in den empfangenden Blättern durch die Feuchtigkeit beeinflusst wird, und zwar so, dass *diese Aufnahme nicht erfolgt, wenn das Blatt in einer Umgebung verbleibt, die mit Wasserdampf gesättigt ist. Nur wenn das Blatt in einer trockeneren Umgebung verbleibt, ist die Aufnahme möglich.*

ABSCHNITT VI.

Versuche mit Fluoreszeïn als Transportstoff.

Es war nun interessant zu untersuchen, ob der Transport von Fluoreszeïn auf dieselbe Weise durch die Feuchtigkeit beeinflusst wird wie der bisher besprochene. SCHUMACHER (51, 52) hat bewiesen, dass dieser Farbstoff durch die Siebröhren transportiert wird und es auch weiter wahrscheinlich machen können, dass dieser Transport auf dieselbe Weise vermittelt wird wie der von anderen durch das Phloëm transportierten Stoffen.

Zuerst wurde untersucht, ob bei Impatiens Marianae das Fluoreszeïn, ebenso wie bei Pelargonium, durch die Nerven aufgenommen und weiter transportiert wird. Bei diesen Versuchen wurde dieselbe Methode angewandt, die SCHUMACHER bei seinen Versuchen verwendete. Tatsächlich gelang der Grundversuch SCHUMACHERS auch bei meinem Objekt.

§ 1. *Einfluss der Feuchtigkeitsunterschiede auf den Transport des Fluoreszeïns. a. Methode.* Für die Versuche über den Einfluss der Feuchtigkeit war es nicht möglich, den Farbstoff in Agar-Agar auf die Blätter zu bringen; denn dadurch wurde das Blatt geschädigt, wie auf S. 31 schon beschrieben. Diese

Schädigung hatte dann einen Transport zur Folge. Da durch das Aufbringen einer dünnen Schicht Watte die Blätter nicht geschädigt wurden, und überdies die Versuche mit Fluoreszeïn nur einige Stunden dauerten, konnte der Farbstoff ohne Beschwerden in einer dünnen Schicht Watte auf die Unterseite der Blätter verabfolgt werden. Es wurde eine 0,15%ige Lösung von Fluoreszeïn Kalium gebraucht. Diese Lösung wurde durch Beigeben einiger Tropfen einer 0,1 n HCl-Lösung auf pH 6,5 gebracht. Wie schon DÖRING (19) gefunden hat, ist das pH für eine gute Aufnahme des Farbstoffs wichtig.

Für die Versuche wurden Stengel mit zwei Blättern, ohne Spitze oder Seitenäste gebraucht. Auf ein Blatt wurde das Fluoreszeïn in Watte verabfolgt, dann wurden unmittelbar die feuchten Kammern angebracht.

Mit einem Epikondensor W von ZEISS wurde in auffallendem ultraviolettem Licht, das durch einen U.V. Strahler von Reichert erzeugt wurde, untersucht, ob Fluoreszeïn in das empfangende Blatt gekommen war. Am Ende des Versuches wurde an Längsschnitten untersucht, durch welches Gewebe der Transport vermittelt worden war.

Die Versuche wurden in dem Zimmer mit konstanter Temperatur bei 20—21° C. angestellt.

b. *Ergebnisse.* Jeder Versuch wurde immer gleichzeitig mit zwei Pflanzen angestellt. Von einer Pflanze wurde das behandelte (ableitende) Blatt in eine feuchte Kammer gebracht. Von der anderen Pflanze verblieb das empfangende Blatt in der Atmosphäre des Versuchszimmers (Feuchtigkeit 80—85%). Schon nach fünf bis sechs Stunden war im empfangenden Blatt der Pflanze, deren ableitendes Blatt in mit Wasserdampf gesättigter Umgebung war, Fluoreszeïn wahrzunehmen. Sogar nach 24 Stunden war in das empfangende Blatt der anderen Pflanze noch kein Fluoreszeïn gekommen. Die anatomische Untersuchung ergab, das der Transport durch die Siebröhren vermittelt worden war. Wenn diese Versuche sehr lange gedauert hatten, war bisweilen auch im Parenchym des Stengels Fluoreszeïn zu finden. Der Farbstoff wurde aber nie in den Holzgefässen gefunden, obschon diese nicht verstopft worden waren.

Der wohl unzweifelhaft durch das Phloem vermittelte Transport des Fluoreszeïns untergeht also demselben Einfluss der Feuchtigkeit, wie der in Abschnitt III bis V beschriebene Transport nach Behandlung der ableitenden Blätter mit Kaffein.

§ 2. *Einfluss der Feuchtigkeit auf die Aufnahme des Fluores-*

zeïns durch die Siebröhren aus dem Parenchym der ableitenden Blätter. a. Methode. Auf S. 44 ist die Aufnahme des Transportstoffes in den Siebröhren des ableitenden Blattes als erste Phase des Transportes von einem Blatte zu dem anderen beschrieben. Diese Phase war bei dem Kaffeintransport nicht genauer zu untersuchen. Auf folgende Weise erschien es mir möglich, für den Transport des Fluoreszeïns in diesen Vorgang eine bessere Einsicht zu bekommen: Von einem abgeschnittenen Stengel wurden die Spitze, die Seitenäste und die Blätter so abgetragen, dass noch ein Blatt ungefähr in der Mitte des Stengels übrigblieb. Dieses Blatt diente als ableitendes Blatt, auf die Unterseite wurde Fluoreszeïnlösung in einer dünnen Schicht Watte verabfolgt. In einigen Versuchen wurde das Blatt in eine feuchte Kammer geschlossen, in anderen blieb es in der Feuchtigkeit des Versuchszimmers (80—85%).

b. *Ergebnisse.* Die Versuche, bei denen das Blatt in eine feuchte Kammer geschlossen war, ergaben, dass schon nach ungefähr fünf Stunden ein Transport im Stengel angefangen hatte. Der Farbstoff war also in dieser Zeit von den Parenchymzellen des behandelten Blattes zuerst von aussen aufgenommen und dann wieder an die Siebröhren abgegeben worden und weiter durch die Nerven und den Blattstiel nach dem Stengel transportiert.

In den Blättern, die bei der Feuchtigkeit des Versuchszimmers geblieben waren, war der Farbstoff ausgiebig durch das Parenchym aufgespeichert, der Transport unterblieb jedoch ganz, sogar nach 22 Stunden war im Stengel derartiger Pflanzen keine Spur von Fluoreszeïn zu beobachten. Ob das Fluoreszeïn aber wohl in die Siebröhren der Blattnerven gekommen war, entzieht sich der Beobachtung, da es, wegen der starken Eigenfluoreszenz des Blattparenchyms (Chlorophyl!) nicht möglich war, zu sehen, ob der Farbstoff in die feinen Siebröhren der Nerven eingedrungen war oder nicht. *Jedenfalls ist es deutlich, dass die Blätter nicht ableiten, wenn sie in einer Umgebung mit 80—85% Feuchtigkeit verbleiben.*

§ 3. *Einfluss der Feuchtigkeit auf die Aufnahme des Fluoreszeïns in den empfangenden Blättern.*

a. *Methode.* Die Methode war derjenigen der Versuche, bei denen der Einfluss der Feuchtigkeit auf die Aufnahme N-haltiger Verbindungen untersucht wurde (siehe Abschnitt V), grundsätzlich gleich. Ein Stengel wurde abgeschnitten, Spitze, Seitenäste und Blätter abgetragen, nur das höchste ausgewachsene Blatt

wurde übriggelassen. Etwa 2 cm oberhalb der untersten Schnittfläche wurde ein Längsschnitt zwischen den Gefässbündeln gemacht. In diesen Schnitt wurden zwei Kapillarröhrchen senkrecht zu der Längsrichtung des Stengels gebracht. In den auf diese Weise entstandenen Spalt wurde das Fluoreszeïn in der gebräuchlichen Konzentration in Agar-Agar verabfolgt. Wenn nötig, wurde das Blatt in eine feuchte Kammer geschlossen.

b. *Ergebnisse*. Bei den Versuchen mit den empfangenden Blättern in einer feuchten Kammer war nach drei Stunden noch kein Fluoreszeïn in das Parenchym gekommen, nur in den Nerven war meistens aber wohl Fluoreszeïn, sei es auch in schwacher Konzentration. In der Feuchtigkeit des Versuchszimmers verbleibende Blätter zeigten schon innerhalb von zwei Stunden deutlich Fluoreszeïn in den Nerven und im Parenchym.

Wenn das Blatt in einer feuchten Kammer gewesen war, war in den meisten Fällen der Stengel unterhalb des Blattes sehr intensiv gefärbt, nicht nur die Siebröhren und die Geleitzellen, sondern auch das Rindenparenchym. Das Xylem und das Markparenchym waren aber nie gefärbt.

Wenn das Blatt nachher an der Pflanze in eine trocknere Umgebung kam, der Transport also nicht mehr von der Feuchtigkeit gehemmt wurde, konnte der Farbstoff, der in hoher Konzentration in geringem Abstand unterhalb des Blattes anwesend war, dem Blatt rasch zugeleitet werden.

Wenn die Blätter, die erst in hoher Feuchtigkeit verblieben waren und somit noch kein Fluoreszeïn enthielten, aus den Kammern genommen wurden, waren sie schon bald, innerhalb von zwanzig Minuten, gefärbt. Es war leider nicht möglich, die Blätter in den feuchten Kammern auf Fluoreszeïn zu untersuchen, für genaue Beobachtungen war es daher nötig, die Blätter abzuschneiden. Veränderungen in der Verteilung des Farbstoffes als Folge der geringeren Feuchtigkeit war dann so gut wie möglich vorgebeugt.

Die anatomische Untersuchung erwies, dass der Transport durch das Phloëm vermittelt worden war.

Auch wurden Versuche angestellt mit Verstopfung des Holzes mittels Kakaobutter. Bei diesen Versuchen wurde die Basis des Stengels mit den Längsschnittem in die Fluoreszeïnlösung getaucht. Feuchte Watte diente zum Wiederherstellen und Erhalten des Turgors.

Hier war also eine wichtige methodische Abweichung von den vorher besprochenen Versuchen, bei denen das Fluoreszeïn in Längsschnitten in Agar-Agar verabfolgt wurde, und das untere

Ende des Stengels in Wasser tauchte. So wurde eine vollkommene Parallelität mit den Versuchen, bei denen Kaffein als Transportstoff verwendet wurde, erreicht. Jedoch entstand auch eine viel grössere Gefahr, dass das Fluoreszeïn in das Holz kam. Auch hier stellte es sich heraus, dass es ziemlich schwer ist, eine gute Verstopfung der Gefässe zu erlangen. Wenn die Verstopfung nicht gut war, wurde das Fluoreszeïn durch das Holz transportiert, was auf Schnitten ganz gut zu sehen war. Bei Versuchen mit verstopftem Holze ist es also notwendig die Verstopfung zu kontrollieren, sonst sind Fehlschlüsse nicht ausgeschlossen.

Wenn die Verstopfung wohl gelungen war, wurde der Farbstoff durch das Phloëm befördert.

Für Fluoreszeïn ist es also deutlich, dass das empfangende Blatt den Farbstoff nicht in das Parenchym aufnehmen kann, wenn dieses Blatt in mit Wasserdampf gesättigter Umgebung ist.

Der Transport des Fluoreszeïns und der Transport von N-haltigen Verbindungen, wie er in Abschnitt II bis IV beschrieben ist, verhalten sich betreffs des Einflusses der Feuchtigkeit ganz gleich.

ABSCHNITT VII.

Transport und Polarität.

§ 1. *Einleitung.* Schumacher (53) hat bei seinen Versuchen über den Transport von Fluoreszeïn in den Haaren von Cucurbita und Primula gefunden, dass die Zellen dieser Haare meistens eine Polarität bezüglich dieses Transportes besitzen. Diese Polarität ist aber nicht unabänderlich und suggeriert mehr oder weniger einen Unterschied der Permeabilität in verschiedenen Richtungen.

Weiter deuten die Ergebnisse Schumacher's darauf hin, dass die Wanderung des Fluoreszeïns durch diese Haare ein durch verschiedene Regulationen beeinflusster diffusionsartiger Prozess ist. Dieser Prozess könnte auch anderen Wanderungsvorgängen in der Pflanze zu Grunde liegen.

Auch in seiner ersten Mitteilung über den Transport des Fluoreszeïns bemerkt Schumacher (51) schon, dass dem Anschein nach Polarität eine Rolle spielen könnte.

Es wäre nun interessant zu untersuchen, ob auch in einem einfachen System etwas von Polarität in den Siebröhren zu finden sei. Das System muss dann so einfach wie möglich genommen werden, um jeden etwaigen Einfluss polar verschie-

dener ausserhalb des Phloëms seiender Organe so gut wie möglich auszuschliessen. Nachher könnte dann der Einfluss derartiger Organe studiert werden.

Es wurden daher zuerst Versuche mit einem Stengel ohne Wurzeln, Spitze, Seitenäste oder Blätter angestellt, und nachher der Transport in einem Stengel mit zwei Blättern untersucht.

§ 2. *Methode.* Das einfachste System, das man sich mit Impatiens machen kann, ist ein Stengel ohne Blätter, Seitenäste, Spitze oder Wurzeln. Ein derartiges System wurde für die Polaritätsuntersuchung zuerst gebraucht.

Wie konnte man nun in einen derartigen Stengel den Farbstoff verabfolgen? Dies wurde auf verschiedene Weisen versucht. Bei den ersten Versuchen wurde auf eine Stelle, ungefähr in der Mitte des Stengels, wo ein Blatt befestigt gewesen war, eine dünne Schicht Watte, mit Fluoreszeïn benetzt, angebracht. Diese Methode ermöglichte in der Tat eine schnelle Aufnahme, es gab dann aber immer die Gefahr, dass das Fluoreszeïn auch in die, ebenfalls bei der Schnittfläche geöffneten Gefässe kommen könnte.

Darum wurde bei einer zweiten Versuchsserie mitten in einem Internodium, nach Abtragen der Epidermis, ein Ring von mit Fluoreszeïn getränkter Watte angebracht. Die Rinde nahm dann zwar ausgiebig den Farbstoff auf, er kam aber nicht in den Zentralzylinder.

Darum wurde schliesslich die Methode angewandt, die schon auf S. 52 bei den Versuchen über die Aufnahme des Fluoreszeïns in den empfangenden Blätter beschrieben ist. Ein Längsschnitt, etwa 1,5 cm lang, wurde gemacht. In den Schnitt wurden zwei Glaskapillaren gesteckt und dann Fluoreszeïn in Agar-Agar verabfolgt.

Um den Transport in den Siebröhren des Stengels unmittelbar mit auffallendem U.V. Licht beobachten zu können, musste die Rinde abgetragen werden, so dass das Phloëm hart unter die Oberfläche kam. Die Rinde musste sehr vorsichtig abgetragen werden, da die geringste Verletzung des Phloëms den Transport an dieser Stelle vollkommen aufgehalten hätte. Wenn zu wenig Rinde abgetragen war, war ein etwaiger Transport nicht zu beobachten. Bei Versuchen, bei denen die Rinde gut abgetragen war, war der Transport in Siebröhren sehr gut zu sehen [1]).

[1]) Weil die Apparatur nicht in dem Zimmer mit konstanter Temperatur aufgestellt werden konnte, war es nicht möglich, die Versuche bei konstanter Temperatur anzustellen. Innerhalb eines jeden Versuches war die Temperatur jedoch ziemlich konstant. Bei den verschiedenen Versuchen variierte sie zwischen 18° und 21° C.

Auch ist es gelungen, die Geschwindigkeit des Fluoreszeïntransportes zu bestimmen. Hierzu wurden in gewissen Abständen, seitlich der entrindeten Streifen, kleine Marken von Vaseline gemacht, die in U.V. Licht sehr stark aufleuchten. Die Zeiten, in welche der Transport die Abstände zwischen den Marken zurücklegte, wurden bestimmt und nach Beendigung des Versuches wurden diese Strecken gemessen. Die Geschwindigkeit war dann ohne weiteres zu berechnen.

§ 3. *Ergebnisse.* Bei den Stengeln ohne Blätter, Spitze, Seitenäste oder Wurzeln fand der Transport nach unten und nach oben mit derselben Geschwindigkeit statt. Die Geschwindigkeit war in den verschiedenen Versuchen untereinander, aber auch in ein und demselben Versuch, ziemlich variabel. Besonders, wenn das Fluoreszeïn in einem Längsschnitt verabfolgt worden war, stoppte die Strömung ziemlich oft bei den Knoten, die das Internodium begrenzten. Plötzlich konnte der Strom dann wieder weiter gehen, nicht selten in ein anderes Gefässbündel, als in das er zuerst gegangen war. Die Geschwindigkeit war dann meistens auch geringer als bevor der Strom gestoppt wurde. Wenn der Farbstoff in Watte bei der Schnittfläche einer Blattstielbasis verabfolgt wurde, war die Geschwindigkeit meistens ziemlich konstant. Die Geschwindigkeiten variierten von 36 cm/h bis 6 cm/h.

Weil das Abtragen der Rinde über eine grössere Strecke nicht ganz gleichmässig auszuführen war, sodass auf der einen Stelle das Phloëm wohl einmal durch eine dickere Schicht darüberliegenden Gewebes bedeckt war als auf der anderen Stelle, wurde das Bestimmen der Geschwindigkeit erschwert. Denn, wenn nur eine dünne Schicht Gewebe über dem Phloëm lag, war das Fluoreszeïn schon bald sichtbar, während wenn die Schicht dicker war, der Farbstoff erst gesehen werden konnte, wenn er schon höhere Konzentration erreicht hatte. Denn auch hier wurde die Beobachtung SCHUMACHER's bestätigt, dass der Transport des Fluoreszeïns in einem deutlichen Konzentrationsgefälle erfolgt.

Immerhin waren doch oft ganz gute Bestimmungen zu machen, und nie wurde ein Unterschied gefunden zwischen der Geschwindigkeit, mit der der Transport nach oben erfolgte, und der, mit welcher er nach unten stattfand. *In einem Stengel ohne Blätter, Spitze, Seitenäste oder Wurzeln ist also eine Polarität nicht vorhanden.*

Obschon mit Sicherkeit beobachtet werden konnte, dass das Fluoreszeïn durch die Siebröhren wanderte, diffundierte es doch aus diesen in das naheliegende Rindenparanchym und nur

wenig oder gar nicht nach dem Parenchym des Markes.

Dies ist um so auffallender, da nach Verabfolgung des Fluoreszeïns in die Rinde der Farbstoff daraus nicht in die Siebröhren aufgenommen wird (Siehe S. 54). Die Rinde nimmt dann wohl sehr ausgiebig auf, aber erst viel später kommt dann auch etwas in die Siebröhren herein. In diesem Fall kommt der Farbstoff nicht in die Rinde unterhalb und oberhalb der behandelten Stelle. Dies weist darauf hin, dass das Fluoreszeïn, das bei den oben beschriebenen Versuchen in die Rinde kommt, auf dem Wege über das Phloëm da herein gekommen ist. Durch die Rinde selber findet kein Transport in Längsrichtung statt.

Während also in den Transportbahnen selber keine Polarität zu finden ist, ist doch allem Anschein nach wohl eine gewisse Polarität bei dem Übergang von Stoffen aus Rinde und Mark nach dem Phloëm vorhanden.

§ 4. *Polarität in einem Stengel mit zwei Blättern.* Zeigten Stengel ohne Blätter keine Polarität, so war es doch nicht undenkbar, dass Blätter einen Stengel so beeinflussen könnten, dass der Transport in der einen Richtung mit grösserer Geschwindigkeit erfolgte als in der anderen. Der extreme Fall würde der sein, dass der Transport nur nach einer Richtung erfolgen könnte. Für diese Versuche wurden Pflanzen mit noch zwei Blättern, eins an der Spitze und das andere an der Basis, benutzt. Die anderen Blätter, Seitenäste, Spitze und Wurzeln waren, wie immer, abgetragen. Zwischen den zwei Blättern waren fünf Internodien. In der Mitte des dritten Internodiums wurde das Fluoreszeïn in einem Längsschnitt verabfolgt (siehe für die Methode S. 54). Beide Blätter verblieben in einer Umgebung von 80—85% Feuchtigkeit. Die Temperatur des Versuchszimmers war 20—21° C.

In einem derartigen System erfolgte der Transport beinahe ausschliesslich in der Richtung zu dem obersten Blatt hin. In diesem Blatt wurde meistens nach ein bis zwei Stunden Fluoreszeïn gefunden, in das unterste Blatt kam der Farbstoff nie, wenigstens nicht während der Versuchsdauer, die höchstens fünf Stunden war. Aber das Fluoreszeïn hatte sich meistens wohl einige cm nach unten ausgebreitet. *Durch die Anwesenheit der Blätter hat also in der Tat ein gerichteter Transport in dem Stengel stattgefunden.*

In diesem Zusammenhang muss noch einmal erwähnt werden, dass der Transport N-haltiger Verbindungen von einem mit Asparagin oder Kaffein behandelten Blatt, nach einem empfan-

gendem Blatte auf dieselbe Weise erfolgte, wenn das untere Blatt das ableitende und das obere das empfangende war, als wenn dieses Verhältniss umgekehrt war. Auf S. 32 ist dies schon ausführlicher besprochen und in Tabelle IV dargestellt worden.

ABSCHNITT VIII.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Besprechung.

§ 1. *Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.*

1. Zuerst sind Versuche angestellt worden über den Transport N-haltiger Verbindungen in einem System, das aus einem Stengel von Impatiens Marianae mit zwei Gruppen von Blättern bestand. Die erste Gruppe von Blättern wurde mit Asparagin oder Kaffein behandelt (ableitende Blätter), die andere musste aus diesen mittels Transport N-haltige Verbindungen aufnehmen (empfangende Blätter).

Wenn der Transportstoff in Agar-Agar oder Watte an die ableitenden Blätter verabfolgt worden war, so fand ein Transport von den ableitenden nach den empfangenden Blättern statt. Die ableitenden Blätter wurden dann geschädigt.

2. Wenn der Transportstoff durch Infiltration gemäss der Methode von MOTHES in die Blätter gebracht wurde, unterblieb die Schädigung. Bei Versuchen im Versuchszimmer mit einer Feuchtigkeit von 80—85% wurde aber kein Transport gefunden.

3. Wenn die ableitenden Blätter nach Infiltration mit Kaffein in Kammern gebracht wurden, die von mit Wasserdampf gesättigter Luft durchströmt wurden, während die empfangenden Blätter in einer Umgebung von 80—85% Feuchtigkeit verblieben, war in den letzteren eine deutliche Zunahme des N-gehaltes zu beobachten.

4. Wenn die Feuchtigkeitsverhältnisse umgekehrt waren (empfangende Blätter hohe Feuchtigkeit, ableitende ziemlich trocken) oder wenn die beiden Gruppen bei den gleichen Umständen verblieben, erfolgte kein Transport.

5. Wenn ein Transport durch das Holz infolge Aufsaugens von Kakaobutter unmöglich gemacht worden war, ging der Transport ungehemmt weiter, wohl aber wurde er gestoppt, wenn die Siebröhren mittels einer Behandlung mit Eosin, gemäss der Methode von Schumacher (50), unbrauchbar gemacht worden waren.

Die Kakaobutter war mit Sudan III gefärbt, und nach Beendigung des Versuchs wurde an Schnitten untersucht, ob die Gefässe gut abgeschlossen waren. Auch wurde durch anatomische Untersuchung bewiesen, dass die Siebröhren durch die Eosinbehandlung verstopft waren.

6. Für die Untersuchung der Aufnahme von N-haltigen Verbindungen durch die empfangenden Blätter wurde ein aus einem Stengel mit einem Blatte bestehendes System benutzt. Das Kaffein wurde hierbei in einem Längsschnitt zwischen die Gefässbündel, nach Abschliessen der Gefässe mittels Kakaobutter. verabfolgt. Wenn die empfangenden Blätter in der Feuchtigkeit des Versuchszimmers (80—85%) verblieben, zeigten sie eine deutliche Zunahme des N-Gehaltes, während der N-Gehalt unverändert blieb, wenn die Blätter in mit Wasserdampf gesättigter Luft waren.

7a. Auf ganz analoge Weise wurde der Einfluss der Feuchtigkeit auf den Transport des Fluoreszeïns untersucht. Auch in diesem Fall stellte es sich heraus, dass die empfangenden Blätter den Farbstoff nur aufnehmen konnten, wenn die ableitenden Blätter in einer mit Wasserdampf gesättigten Umgebung verblieben, während sie sich selber in einer Umgebung mit 80—85% Feuchtigkeit befanden.

b. Wenn das Fluoreszeïn in einen Längsschnitt im Stengel verabfolgt wurde, nahm ein Blatt nur dann den Farbstoff auf, wenn es in einer Umgebung mit ziemlich niedriger Feuchtigkeit verblieb, war es in mit Wasserdampf gesättigter Luft, so fand eine Aufnahme nicht statt.

c. Für Fluoreszeïn wurde auch der Einfluss des Feuchtigkeitszustandes des ableitenden Blattes auf den Transport untersucht. Hierfür wurde ein System von einem Stengel mit einem Blatt, ungefähr in der Mitte des Stengels, verwendet. Wenn dieses Blatt in einer mit Wasserdampf gesättigten Umgebung war, so erfolgte Transport, aber wenn es in einer Umgebung mit 80—85% Feuchtigkeit verblieb, kam kein Fluoreszeïn in den Stengel.

Hinsichtlich der Feuchtigkeit verhält sich der Transport des Fluoreszeïns also auf dieselbe Weise wie der Transport N-haltiger Verbindungen nach Verabfolgung von Kaffein.

8. Schliesslich wurde noch untersucht, ob bei dem Transport von Fluoreszeïn eine gewisse Polarität eine Rolle spielt.

a. Ein Stengel ohne Blätter war nicht polar, der Transport fand sowohl nach unten wie nach oben statt und in beiden Richtungen mit derselben Geschwindigkeit.

b. Wenn an einem Stengel zwei Blätter gelassen werden, die ziemlich weit voneinander entfernt sind, und zwischen diesen Blättern Fluoreszeïn in einem Längsschnitt verabfolgt wird, findet der Transport fast ausschliesslich in der Richtung nach dem oberen Blatte statt. Nach ein bis zwei Stunden ist in dieses schon Fluoreszeïn gekommen, während der Transport nach unten meistens nur einige cm vorgeschritten ist. In einigen Fällen hat sogar gar kein Transport nach unten stattgefunden.

2. *Besprechung der Versuchsergebnisse.*

Bei der Besprechung der oben zusammengestellten Ergebnisse muss in erster Linie betont werden, dass die Versuche bisher nur einen orientierenden Karakter tragen. Es ist dann auch, bevor sie ausführlicher und auch mit anderen Objekten angestellt worden sind, nicht erwünscht, allgemeingültige Schlussfolgerungen aus ihnen zu ziehen.

Zuerst muss nun untersucht werden, ob die Stoffe, die in die ableitenden Blätter gebracht wurden, als solche transportiert worden waren. Für Fluoreszeïn steht das zweifelsohne fest. Für Asparagin ist das mittels der gebrauchten Methode, bei der Analysen des Totalstickstoffgehalts gemacht wurden, nicht zu entscheiden.

Kaffein wurde bei den meisten Versuchen gebraucht, weil mit $AuCl_3$ eine ziemlich gute Reaktion auf diesen Stoff zu machen ist. Bei verschiedenen Versuchen wurden die empfangenden Blätter auf diese Weise auf Kaffein untersucht. Die Menge des Kaffeins in den Blättern war aber so gering, dass eine sichere Beurteilung nicht gut möglich war. Immerhin wurde in einigen Fällen eine positive Reaktion gefunden. Es kommt mir denn auch sehr wahrscheinlich vor, dass in der Tat Kaffein der transportierte Stoff war. Wenn es nicht das Kaffein selber war, das transportiert wurde, so war es doch jedenfalls ein Produkt, das erst nach dem Verabfolgen von Kaffein in transportablen Mengen anwesend war, denn in Blankoversuchen, bei denen die Blätter also nicht mit Kaffein behandelt worden waren, wurde keine Zunahme des N-Gehaltes der empfangenden Blätter gefunden.

Eine zweite Frage, die wir uns noch einmal besser ansehen müssen, ist die folgende: Findet der Transport wirklich durch das Phloëm statt? Die Ergebnisse der Versuche, die angestellt worden waren, um für den Kaffeintransport eine Antwort auf diese Frage zu bekommen, machen es in der Tat sehr wahrscheinlich, dass der Transport wirklich durch das Phloëm vermittelt wird: Verstopfen des Holzes hatte keinen Einfluss auf

den Transport, das Ausschalten der Siebröhren dagegen durch Behandlung mit Eosin stoppte ihn völlig. Bei einem Transport durch die Siebröhren müsste man diese Ergebnisse erwarten, während bei einem Transport durch das Holz genau entgegengesetzte Resultate vorausgesetzt werden müssen. *Wir müssen also annehmen, dass der Transport von Kaffein in der Tat durch das Phloëm vermittelt wird.*

Ob der Transport von Fluoreszeïn auch durch diese Bahnen erfolgt, wurde untersucht, indem bei jedem Versuch Längsschnitte gemacht wurden, die es ermöglichten, den Farbstoff genau zu lokalisieren. In allen Versuchen war der Farbstoff in den Siebröhren nachzuweisen, bisweilen auch im umliegenden Parenchym. Nur in sehr seltenen Fällen wurde der Farbstoff im Holz gefunden. Dann lag aber immer ein Versuchsfehler vor, z.B. war einmal Fluoreszeïn in das Wasser, in das die Pflanze gestellt worden war, gekommen, oder beim Verabfolgen des Fluoreszeïns in einen Schnitt waren die Gefässe angeschnitten, kurzum, immer war dann versehentlich der Farbstoff unmittelbar in die Gefässe gebracht worden.

Dass man das Fluoreszeïn immer in den Siebröhren findet, braucht noch nicht zwangsmässig zu der Schlussfolgerung zu führen, dass dieser Stoff auch durch das Phloëm transportiert wird.

Nach mir liebenswürdig von Herrn Prof. Dr. W. H. Arisz mündlich mitgeteilten Beobachtungen wandert das Fluoreszeïn in den Tentakeln von Drosera bei einer bestimmten Versuchsaufstellung durch das zentrale Gefäss. Sehr bald kommt es dann in das Parenchym, wo der Farbstoff so stark in dem Protoplasma gespeichert wird, dass man ihn im Gefässe nicht mehr sehen kann.

Etwas gleichartiges würde auch im Stengel nicht ganz unmöglich sein. Das Fluoreszeïn würde danach durch das Holz wandern, würde aber sehr bald durch das Phloëm gespeichert und dann im Holze nicht mehr sichtbar sein. Dadurch, dass die Fluoreszeïnwanderung in den Siebröhren unmittelbar sichtbar gemacht werden konnte, ist dieser Voraussetzung wahrscheinlich schon widersprochen.

Bei einigen Versuchen mit isolierten Rindenstreifen von Hydrangea scandens habe ich eine Wanderung des Fluoreszeïns beobachten können. Weil hier kein Holz vorhanden war, war ein Transport durch das Holz vollkommen ausgeschlossen. Die Geschwindigkeit des Transportes war ungefähr 5 cm/h. Dies stimmt mit der niedrigsten Geschwindigkeit bei Impatiens über-

ein. Dass die Geschwindigkeit so gering war, kann man durch die Verwundung erklären, es ist aber auch nicht ausgeschlossen, dass durch das Umgeben der Rindenstreifen mit Parafinum liquidum der Transport gehemmt wurde. MASON and PHILLIS (40) haben ja auch festgestellt, dass das Einschliessen der Rinde in Oel einen hemmenden Einfluss auf den Transport ausübt. Jedenfalls ist deutlich, dass hier ein Transport durch das Phloëm vorliegt.

Wir müssen also sowohl für Kaffein als auch für Fluoreszeïn annehmen, dass der Transport durch das Phloëm vermittelt wird.

Nun müssen wir uns den Einfluss der Feuchtigkeit auf den Transport einmal etwas genauer ansehen. Da Kaffein und Fluoreszeïn sich in dieser Hinsicht gleich verhalten, können sie zusammen besprochen werden.

Für eine genauere Analyse müssen wir bei dem ganzen Prozess drei Phasen unterscheiden, wie auf S. 44 schon besprochen worden ist. Die erste Phase ist also die Aufnahme des Transportstoffes in die Transportbahnen, die zweite der Transport auf diesen Bahnen und die dritte die Aufnahme in die Parenchymzellen des empfangenden Blattes.

Sowohl für den Transport N-haltiger Verbindungen wie auch für die Fluoreszeïnwanderung ist der Einfluss der Feuchtigkeit auf die letzte Phase etwas genauer untersucht worden, während für den Transport des Fluoreszeïns auch versucht worden ist, die erste Phase etwas genauer zu studieren.

Betreffs des Einflusses der Feuchtigkeit auf die Aufnahme des transportierten Stoffes in das Parenchym des empfangenden Blattes ist festgestellt worden, dass bei diesem Blatte nichts in das Parenchym hineinkommen kann, wenn es in einer mit Wasserdampf gesättigten Umgebung ist. In die Nerven kommt meistens wohl Fluoreszeïn, jedoch nur in geringer Konzentration. Für das Kaffein war eine ähnliche genaue Lokalisierung im Blatte nicht möglich. Für diesen Stoff konnte nur festgestellt werden, dass ein empfangendes Blatt in mit Wasserdampf gesättigter Umgebung keine Zunahme des N-gehaltes zeigt.

Beide Stoffe wurden im Stengel bis zum feuchten Blatte transportiert, im Blattstiel war auch Fluoreszeïn vorhanden, ob auch etwas Kaffein darin war, konnte nicht bestimmt werden.

Wenn die feuchten Blätter wieder in trocknere Umgebung gebracht werden, fängt sogleich die Wanderung aus den Nerven nach dem Parenchym an. Für Fluoreszeïn konnte dies ziemlich gut beobachtet werden, obschon die schon genannte Eigen-

fluoreszenz des Blattparenchyms auch hier sehr hinderlich war. Jedenfalls war nach 20 Minuten (Siehe S. 52) das Blattparenchym zweifelsohne mit Fluoreszeïn gefärbt. Auch Kaffein wanderte in das Blatt hinein, wenn dieses wieder in trocknere Umgebung gebracht wurde. Die hohe Feuchtigkeit hemmt also zumindest die Einwanderung des Transportstoffes in das leitende Gewebe des empfangenden Blattes wenn sie sie nicht verhindert. Aber auch wenn der Transportstoff, sei es in schwacher Konzentration, in die Nerven des Blattes gekommen ist, wird der Uebergang aus diesen in das Blattparenchym verhindert.

Für Fluoreszeïn ist auch dargetan, dass es nur aus dem ableitenden Blatt auswandern kann, wenn dieses in einer mit Wasserdampf gesättigten Umgebung verbleibt. Wenn das Blatt in trocknerer Umgebung verbleibt, findet keine Auswanderung statt, ob der Farbstoff hier in die Nerven gekommen ist, konnte nicht entschieden werden.

Ich sehe nun zwei Möglichkeiten, diese Ergebnisse den schon bekannten Tatsachen über den Transport anzuschliessen. Die erste liefert die Beobachtung von PHILLIS and MASON (47), dass der Uebergang vom Blattparenchym zu den Nerven eine bedeutende Rolle bei dem Transport von einem Blatte zu dem anderen spielt. Wir können die oben besprochenen Versuche dann so erklären, dass der Transportstoff nur in einem Blatte, das in mit Wasserdampf gesättigter Umgebung verbleibt, aus dem Parenchym in das Phloëm übergehen kann. Bewiesen ist aber nur, dass ein derartiges Blatt wohl, ein Blatt in trocknerer Umgebung dagegen nicht, nach dem Stengel ableitet.

Der Uebergang aus dem Phloëm nach dem Blattparenchym sei nur möglich, wenn das empfangende Blatt in einer trockneren Umgebung verbleibt. Wenn das Blatt in einer mit Wasserdampf gesättigten Umgebung ist, muss man also voraussetzen, dass der Transportstoff wohl in die Nerven kommt, aber von hier aus nicht in das Parenchym wandern kann. Bei den meisten derartigen Versuchen wurde dies für Fluoreszeïn auch gefunden.

Einen weiteren Hinweis dafür, dass der Uebergang vom Phloëm zum Parenchym wichtig ist, kann man in der Tatsache finden, dass der Farbstoff nicht in das Phloëm übergeht, wenn man das Fluoreszeïn von der Rinde des Stengels aufnehmen lässt. Der Farbstoff wandert aber wohl aus dem Phloëm in das Rindenparenchym. Der Uebergang Phloëm-Rindenparenchym erfolgt also nur in einer Richtung, man könnte ihn polar nennen.

Auch in dem Blatte würde dieser Uebergang gerichtet sein, denn in einem trockenen Blatt wandert das Fluoreszeïn wohl

aus den Nerven nach dem Parenchym, aber nicht in entgegengesetzter Richtung. Im feuchten Blatte sind diese Verhältnisse umgekehrt. Der richtende Einfluss, bei dem man an eine verschiedene Permeabilität in verschiedenen Richtungen denken könnte, wie SCHUMACHER das bei seinen Versuchen mit Cucurbita-Haaren voraussetzt, kann also durch den Feuchtigkeitszustand des Blattes geändert werden.

Mit diesen Annahmen sind die Ergebnisse der Versuche über den Einfluss der Feuchtigkeit leicht zu erklären. Wenn das ableitende Blatt in einer feuchten Umgebung verbleibt und das empfangende in einer trockneren, kann ein Transport erfolgen, denn der Transportstoff kann in die Siebröhren des ableitenden Blattes kommen, dann weitergeführt werden, und schliesslich in das Parenchym des empfangenden Blattes übergehen. Wenn das ableitende Blatt in trocknerer Umgebung verbleibt, ist Transport nicht möglich, denn der Transportstoff kann nicht in die Siebröhren kommen. Wenn das empfangende Blatt in feuchter Umgebung verbleibt, kann der Transportstoff nicht in das Parenchym des empfangenden Blattes wandern, obschon er wohl in die Nerven kommt. In diesem Fall ist nicht ohne weiteres deutlich, warum er nur in schwacher Konzentration in die Nerven kommt. Um dies zu erklären muss man annehmen, dass die Feuchtigkeit auch den Transport selber beeinflusst, sei es direkt oder indirekt.

Hiermit kommen wir zur zweiten Erklärungsmöglichkeit. Diese ist, dass der Transport in der Richtung eines Turgorgefälles erfolgt, womit sie sich also der MÜNCHschen Druckstromhypothese unmittelbar anschliesst. In Abschnitt I ist diese Hypothese schon besprochen worden, und wir kamen zu der Schlussfolgerung, dass es nicht unwahrscheinlich sei, dass osmotische Erscheinungen bei dem Transport eine Rolle spielen.

In unserem Falle würde dann ein Blatt in feuchter Umgebung, also mit maximalem Turgor, nach den weniger turgeszenten Teilen der Pflanze ableiten. Ein Blatt, das nicht in der hohen Feuchtigkeit verblieb, hatte keine höhere Turgeszenz als die übrigen Teile der Pflanze und leitete also nicht ab. Nach einem Blatte, dass in hoher Feuchtigkeit verblieb, konnten keine Stoffe zugeleitet werden, da das Druckgefälle von diesem Blatte ableitete.

Die gefundenen Tatsachen stehen fast alle mit dieser Erklärung in Einklang. Es ist aber noch nicht klar, wie dann doch Fluoreszeïn in die Blätter mit hoher Feuchtigkeit hineinkam. Man könnte das vielleicht so erklären, dass einige Zeit verging,

bevor das Blatt in der feuchten Kammer mit deren Feuchtigkeit in Gleichgewicht war. Es ist dann nicht ausgeschlossen, dass während dieses Zeitraums ein wenig Fluoreszeïn in das Blatt hineinkam. Man kann dann aber noch nicht verstehen, warum dieses Fluoreszeïn, nachdem das Gleichgewicht sich hergestellt hatte, nicht abgeleitet wurde. Es ist nicht unmöglich, dass die ziemlich kurze Versuchsdauer hierbei eine Rolle spielte.

Aus dem Vorstehenden geht hervor, dass es mit diesen Versuchen noch nicht möglich ist zu entscheiden, ob überhaupt und wie die Feuchtigkeit bei dem Transport durch das Phloëm eine Rolle spielt. Um dies zu untersuchen, mussten Versuche mit noch einfacheren Systemen angestellt werden, so dass nur der Transport selber beobachtet werden konnte.

Bei der vorliegenden Arbeit wurde nur für die Polaritätsuntersuchung mit diesem einfachsten System gearbeitet. Wir müssen nun nachgehen, ob die Ergebnisse dieser Untersuchung mit einer der zwei Hypothesen, die für die Erklärung der Versuche über den Einfluss der Feuchtigkeit möglich waren, in Einklang gebracht werden können.

Die auch schon in Abschnitt I ausführlich besprochene Hypothese von MASON und seinen Mitarbeitern wollen wir zuerst nennen. Diese Forscher setzten voraus, dass ein Konzentrationsgefälle in den Siebröhren den Transport verursacht. Die Versuche mit den völlig entblätterten Stengeln sind vollkommen mit dieser Hypothese im Einklang, denn der Transport findet von der Stelle der höchsten Konzentration, d.i. da, wo das Fluoreszeïn in den Stengel verabfolgt wurde, nach beiden Seiten mit derselben Geschwindigkeit statt. Dass die Geschwindigkeit in verschiedenen Richtungen in einem Stengel mit einem Blatt unter- und einem anderen oberhalb der Stelle, wo das Fluoreszeïn verabfolgt wurde, sehr verschieden ist, steht mit der Diffusionshypothese nicht im Einklang.

Diese letzte Tatsache ist mit der Druckstromhypothese von MÜNCH wohl in Übereinstimmung zu bringen, denn ein Druckgefälle ist in diesem System sehr gut möglich. Die auf S. 9 besprochenen Ergebnisse legen aber die Voraussetzung nahe, dass dieses Gefälle von oben nach unten verläuft, während der Transport hauptsächlich in entgegengesetzter Richtung erfolgt. Es ist aber sehr gut möglich, dass in dem verwendeten System das Gefälle demjenigen in einem normalen Stengel mit Blättern, Wurzeln, Seitenästen und Spitze entgegengesetzt gerichtet ist.

Die Weise des Transportes in einem völlig entblätterten Sten-

gel ist mit der MÜNCHschen Hypothese noch weniger leicht zu erklären. Da der Stengel unten in Wasser gestellt worden war, wäre in diesem Stengel ein Druckgefälle von unten nach oben zu erwarten, und somit ein Transport nach oben.

Wenn das Fluoreszeïn wirklich durch das Plasma der Siebröhren wanderte, würde dies auch im Gegensatz zu der MÜNCHschen Hypothese stehen. Obschon dieser Farbstoff bisher nur in dem Plasma der Siebröhren lokalisiert worden ist — wenn eine genaue Lokalisierung des Farbstoffes in diesen überhaupt möglich ist — so braucht man doch noch nicht einen Transport durch die Vakuole auszuschliessen. Bei den auf S. 60 schon genannten, von Herrn Professor ARISZ mir mündlich mitgeteilten Versuchen kam in einem Droseratentakel das Fluoreszeïn aus dem Gefäss sehr bald in das Plasma der Parenchymzellen. Das Plasma hat also eine grosse Affinität für den Farbstoff. Es ist nun nicht unmöglich, dass der Transport wohl durch den Zellsaft stattfindet, dass aber das Plasma den Farbstoff sehr bald und sehr ausgiebig speichert, sodass der Transport im Zellsaft nicht gesehen werden kann. Ausserdem ist eine genaue Lokalisation nur an Schnitten möglich, und dabei ist der Uebergang aus dem Zellsaft nach dem Plasma gar nicht ausgeschlossen. Bei direkter Beobachtung der Fluoreszeïnwanderung mit auffallendem Licht ist mir eine genauere Lokalisation innerhalb der Siebröhren nicht gelungen. Ein Transport des Fluoreszeïns durch den Zellsaft der Siebröhren erscheint mir damit noch nicht ausgeschlossen zu sein.

Da mit keiner der zwei genannten Erklärungsmöglichkeiten die Ergebnisse meiner Untersuchung, die immerhin als noch sehr vorläufig angesehen werden muss, völlig im Einklang stehen, jede aber wohl einen Teil derselben erklären kann, kommt es mir vor, dass es nicht unmöglich sei, dass die zwei Hypothesen nicht so sehr mit einander in Gegensatz stehen, sondern dass sie sich gegenseitig ergänzen können. Ich bevorzuge es aber, Spekulationen hierüber zu unterlassen.

In dieser Untersuchung glaube ich einen Weg gezeigt zu haben, der es möglich machen wird, die Frage der Wanderung der Stoffe in der Pflanze auf grösserer Strecke einer Lösung näher zu bringen. Diese Versuche müssen m.E. mit möglichst einfachen Systemen angestellt werden und sich zur Aufgabe setzen den Einfluss der verschiedensten äusseren Umstände quantitativ zu verfolgen.

Diese Arbeit wurde in dem Institut für Pflanzenphysiologie der Reichsuniversität zu Groningen unter Leitung des Direk-

tors, Herrn Professor Dr W. H. ARISZ, gemacht. Für die stetigen Anregungen und sein freundliches Interesse bin ich Herrn Professor ARISZ zu grossem Dank verpflichtet.

LITERATUR.

1. Berl—Lunge, 1933. Chemisch-technische Untersuchungsmethoden. Bd. 4-S. 222.
2. Birch—Hirschfeld, Louise. 1919. Untersuchungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit gelöster Stoffe in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., 59 : 171—262.
3. Both, M. P. 1936. Transport of nitrogenous substances under influence of differences in humidity.
   Proc. Royal Acad. Amsterdam, 39 : 531—540.
4. Bottelier, H. P. 1934. Ueber den Einfluss Aeusserer Faktoren auf die Protoplasmaströmung in der Avena-Koleoptile. Rec. des Trav. Bot. Néerlandais: 31 : 474—582.
5. Crafts, Alden S. 1931. Movement of organic materials in Plants. Plant Physiology, 6 : 1—42.
6. ——, 1932. Phloem anatomy, exudation and transport of organic nutrient in Cucurbits, Plant Physiology, 7 : 183—225.
7. ——, 1933. Sieve-tube structure and translocation in the potato. Plant Physiology, 8 : 81—104.
8. ——, 1936. Further studies on exudation in Cucurbits. Plant Physiology, 11 : 63—81.
9. Curtis, Otis F. 1920 a. The upward translocation of foods in woody plants. I. Tissues concerned in translocation. Am. Journ. Botany, 7 : 101—124.
10. ——, 1920 b. The upward translocation of foods in woody plants. II. Is there normally an upward transfer of storage foods from the roots or trunks to growing shoots? Amer. Journ. Botany, 7 : 286—295.
11. ——, 1923. The effect of ringing a stem on the upward transfer of nitrogen and ash constituents. Amer. Journ. Botany, 10 : 361—382.
12. ——, 1925. Studies on the tissues concerned in the transfer of solutes in plants. The effect on the upward transfer of solutes of cutting the xylem as compared with that of cutting the phloem. Ann. Bot., 39 : 573—585.
13. ——, 1929. Studies on solute translocation in plants. Experiments indicating that translocation is dependent on the activity of living cells. Amer. Journ. Botany, 16 : 154—168.
14. ——, 1935. The translocation of solutes in plants. New York and London. 273 pp.
15. ——, and H. T. Scofield. 1933. A comparison of osmotic concentration of supplying and recieving tissues and its bearing on the Münch hypothesis of translocation mechanism. Amer. Journ. Botany, 20 : 502—512.
16. ——, and S. Dorothea Herty. 1936. The effect of temperature on Translocation from leaves. Amer. Journ. of Botany, 23 : 528—532.
17. Dixon, H. H. 1924. The transpirationstream. 80 pp.

18. ——, and M. W. Gibbon. 1932. Bast sap in plants. Nature, 130 : 661.
19. Döring, Helmut. 1935. Versuche über die Aufnahme fluoreszierender Stoffe in lebende Pflanzenzellen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 53: 405—437.
19a. ——, Fischer, Hermann, 1936, Untersuchungen über die Stickstoffwanderung in der höheren Pflanze. Zeitschrift für Botanik, 30 : 449—488.
20. Frey—Wyssling, Albert. 1932. Der Milchsafterguss von Hevea brasiliensis als Blutungserscheinung. Jahrb. f. wiss. Bot., 77 : 560—626.
21. Honert, T. H. van den. 1932. On the mechanism of the transport of organic materials in plants. Proc. Royal Acad. Amsterdam, 35 : 1104—1112.
22. Huber, Bruno. 1932. Beobachtungen und Messung pflanzlicher Saftströme. Ber. Deutsch. Bot. Gesellschaft, 50 : 89—119.
23. ——, 1936. Fortschritte der Botanik. Bd. 5, S. 177—183.
24. Kok, Ali C. A. 1931. Ueber den Einfluss der Plasmarotation auf den Stofftransport. Proc. Royal Acad. Amsterdam, 34 : 918—929.
25. ——, 1933. Ueber den Transport körperfremder Stoffe durch parenchymatische Gewebe. Rec. des Trav. botan. Néerlandais, 30 : 23—139.
26. Kruseman, W. M. 1931. De invloed van temperatuur en narcose op het transport der assimilaten. 129 blz. (dissertatie Utrecht).
27. Loomis, W. E. 1935. Translocation and growth balance in woody plants. Annals of Botany, 49 : 247—273.
28. Maskell, E. J. and T. G. Mason. 1929 a. Studies on the transport of nitrogenous substances in the cotton plant. I. Preliminary observation on the downward transport of nitrogen in the stem. Annals of Botany, 43 : 205—231.
29. —— and ——. 1929 b. Studies etc. II. Observations on concentration gradients. Annals of Botany, 43 : 615—652.
30. —— and ——, 1930 a. Studies etc. III. The relation between longitudinal movement and concentration in the bark, Annals of Botany, 44 : 1—29.
31. —— and ——, 1930 b. Studies etc. IV. The interpretation of the effects of ringing, with special reference to the lability of the nitrogen compounds of the bark. Annals of Botany, 44 : 233—267.
32. —— and ——, 1930 c. Studies on the transport etc. V. Movement to the boll. Annals of Botany, 44 : 657—688.
33. Mason, T. G. and Maskell. 1928 a. Studies on the transport of carbohydrates in the cottonplant. A study of diurnal variation in the carbohydrates of leaf, bark and wood, and the effect of ringing. Annals of Botany, 42 : 189—253.
34. —— and ——, 1928 b. Studies etc. II. The factors determining the rate and the direction of movement of sugars. Annals of Botany, 42 : 571—636.
35. —— and ——, 1931. Further studies on transport in the cottonplant. I. Preliminary observations on the transport of phosphorus, potassium and calcium. Annals of Botany, 45 : 125—173.
36. —— and ——, 1934. Further studies on transport in the cottonplant. II. An ontogenetic study of concentrations and vertical gradients. Annals of Botany, 48 : 119—141.
37. —— and —— and Phillis, E. 1936. Further studies on etc. III. Concerning the independance of solute movement in the phloem. Annals of Botany, 50 : 23—58.

38. —— and Phillis, 1934. Studies on the transport of nitrogenous substances in the cottonplant. Concerning storage in the Bark. Annals of Botany, **48** : 315—333.
39. —— and ——, 1936 a. The concentration of solutes in sap and tissue, and the estimation of bound water. Annals of Botany, **50** : 437—454.
40. —— and ——, 1936 b. Further studies etc. V. Oxygen supply and the activation of diffusion. Annals of Botany, **50** : 455—530.
41. Molotkowsky, G. Ch. 1934. Kontrollversuche zur Theorie von Münch. Journ. Bot. de l'U.S.S.R., **19** : 225—230.
42. Mothes, K., 1933. Die Vakuuminfiltration im Ernährungsversuch. Planta, **19** : 117—138.
43. Münch, Ernst, 1930. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena, 234 S.
44. Oudman, J., 1935. Nährstoffaufnahme und Transport durch die Blätter von Drosera capensis L. Proc. Royal Acad. Amsterdam, **38** : 650—662.
45. ——, 1936. Ueber Aufnahme und Transport N-haltiger Verbindungen durch die Blätter von Drosera capensis L. (Dissertatie Groningen).
46. Pfeiffer, Martin, 1933. Der osmotische Wert im Baum. Planta, **19** : 272—278.
47. Phillis, E. and T. G. Mason, 1933. Studies on the transport of carbohydrates in the cottonplant. III. The polar distribution of sugar in the foliage leaf. Annals of Botany, **47** : 585—634.
48. —— and ——, 1936 a. Further studies on the transport in the cottonplant. IV. On the simultaneous movement of solutes in opposite directions through the phloem. Annals of Botany, **50** : 161—174.
48 a. —— and ——, 1936 b. Further studies etc. VI. Interchange between the tissues of the corolla. Annals of Botany, **50** : 679—697.
49. Schmidt, E. W., 1917. Bau und Funktion der Siebröhre der Angiospermen, 108 S.
50. Schumacher, Walter, 1930. Untersuchungen über die Lokalisation der Stoffwanderung in den Leitbündeln höherer Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., **73** : 770—823.
51. ——, 1933. Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeïns in den Siebröhren. Jahrb. f. wiss. Bot., **77** : 685—732.
52. ——, 1934. Die Absorptionsorgane von Cuscuta odorata und der Stoffübertritt aus den Siebröhren der Wirtspflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., **80** : 74—91.
53. ——, 1936. Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeïns in den Haaren von Cucurbita pepo. Jahrb. f. wiss. Bot., **82** : 507—533.
54. Weevers, Th., 1923. Ringing experiments with variegated branches. Proc. Royal. Acad. Amsterdam, **26** : 755—762.
55. ——, 1928. Die Ergebnisse einiger Ringelungsversuche und ihre Bedeutung für die Stoffwanderung. Rec. des Trav. Bot. Néerlandais, **25 a** : 461—474.
56. —— und J. Westenberg, 1931. Versuche zur Prüfung der Münchschen Theorie der Stoffbewegungen in der Pflanze. Proc. Royal. Acad. Amsterdam, **34** : 1173—1178.
57. Went, F. W., 1932. Eine botanische Polaritätstheorie. Jahrb. f. wiss. Bot., **76** : 528—557.